Studien

zur

Entodermfrage bei den Lepidopteren

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München)

Inaugural-Dissertation

der hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)

der

kgl. Ludwig-Maximilian-Universität zu München

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

ACAD. LUDW. BAT. BIBL.

von

Fritz Schwangart
aus München

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1904

(Sonderdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« LXXVI. 2.)

Einleitung.

Über die Entstehung des Darmepithels bei den pterygoten Insekten bestanden bis vor wenigen Jahren zwei Anschauungen, welche von einer beträchtlichen Anzahl Beobachter erörtert worden sind, ohne daß eine von beiden allgemein zur Annahme gelangt wäre. Es ist im Gegenteil in neuerer Zeit eine dritte hinzugekommen, die sich jetzt mit mehr Entschiedenheit als die früheren Geltung zu verschaffen sucht.

Einig ist man nur über folgende Punkte: Das Mitteldarmepithel entwickelt sich von zwei lateralen, in der Längsrichtung des Keimstreifs verlaufenden Zellstreifen aus, welche das blinde innere Ende des Stomodäums mit dem des Proktodäums verbinden. Diese beiden Zellstreifen gewinnen im weiteren Verlaufe der Entwicklung erst ventral, dann dorsal Zusammenhang, indem sie die im Innern des Embryo befindliche Dottermasse umwachsen. In dem aus dieser Umwachsung hervorgegangenen Zellenrohr hat man die innere Schicht des Mitteldarms, das Darmepithel, vor sich.

Den ersten Anlaß zu den obenerwähnten Meinungsverschiedenheiten über den Ursprung des Mitteldarmepithels gaben die Beziehungen der Darmdrüsenblattstreifen zum »unteren Blatte« und zum Dotter. Das untere Blatt entsteht durch einen Einstülpungs- oder Einwucherungsprozeß von einem langgestreckten Urmund aus, dessen Form der länglichen Gestalt des Embryo entspricht. Es dringt auf der ganzen Strecke, auf der später die Mitteldarmstreifen angelegt werden, von seiner Ursprungsstelle aus nach beiden Seiten vor, indem

es sich zwischen das Ektoderm und die unter dem Keimstreif gelegenen Dotterzellen hineinschiebt. »Die Gastrulaeinstülpung ist somit nicht, wie wir sie zu beobachten gewohnt sind, ein mit Ausnahme des Urmundes völlig geschlossener Sack, sondern besitzt eine am Grunde der Einstülpung gelegene Öffnung« (O. und R. Hertwig). Diese Öffnung wird durch die Dotterzellen geschlossen. Sie bildet eine Verbindung zwischen der Gastrulahöhle und der primären Furchungshöhle, welche von den Dotterzellen erfüllt ist.

In den seitlichen Teilen des eingestülpten Materials entwickeln sich die Cölome[1]; aus ihnen gehen die paarigen Anlagen des Darmfaserblattes hervor, zwei schmale Streifen von Zylinderzellen, welche durch die Öffnung am Grunde des Gastrulasackes voneinander getrennt werden. An den dem Dotter zugewandten Rändern der Darmfaserblattanlagen treten die oben erwähnten Zellstreifen auf, von denen aus die Anlage des Mitteldarmepithels beginnt.

Auf die Umwandlung der Dotterzellen in Zellen des Mitteldarmepithels stützt sich die eine von den beiden älteren Anschauungen über die Mitteldarmbildung der Pterygoten (Dohrn, Balfour, die Brüder Hertwig, Will, Bobretzky und Tichomiroff für Lepidopteren, Heymons für Odonaten u. a.). Danach werden die Dotterzellen, während der Embryo den Dotter umwächst, in sein Inneres aufgenommen. Dort wird der Dotter aufgelöst, die Zellen werden frei und schließen sich zur Bildung der Anlagen des Mitteldarmepithels zusammen. Aus dem unteren Blatte lassen die Anhänger dieser Anschauung nur das Mesoderm hervorgehen.

Zugunsten der Ansicht, daß die Bildung des Mitteldarmepithels von den Dotterzellen ausginge, lassen sich analoge Fälle aus den andern Arthropodenklassen anführen. In neuerer Zeit hat außerdem Heymons diese Art der Darmbildung bei Apterygoten (*Campodea* und *Lepisma*) beobachten können.

Die Anhänger dieser Anschauung betrachten die Dotterzellen als gleichwertig dem »sekundären Entoderm« einer typischen Gastrula, etwa der der Chätognathen. Es geschah das zuerst im Hinblick auf die Lagebeziehungen der Dotterzellen und der ersten Zellen des Darmepithels, welche an den Rändern der Anlagen des Darmfaserblattes sichtbar werden, zu dem unteren Blatte. — Ich habe oben darauf hingewiesen, daß die Gastrulaeinstülpung an ihrem Grunde nicht

[1] Wo sie überhaupt zur Ausbildung gelangen Im Verlauf der folgenden Untersuchungen werden sich für das Vorderende des Embryo von *Endromis* modifizierte Verhältnisse ergeben.

geschlossen ist, und daß die Öffnung, welche sich hier zwischen den Anlagen des Darmfaserblattes befindet, anfangs von Dotterzellen ausgefüllt wird. Die Brüder HERTWIG knüpften an diese Beobachtung folgende Erörterungen: »Diese Wahrnehmung ist für die Beurteilung der Insektengastrula von großer Bedeutung, da sie lehrt, daß die dotterarmen kleinen Zellen, welche in ihrem Aussehen mit den Elementen des Blastoderms übereinstimmen, nicht für sich allein die Gastrulaeinstülpung bilden, sondern in dieser Funktion durch die Dotterzellen ergänzt werden. Beiderlei Zellen gehören somit zusammen und repräsentieren den primären eingestülpten Entoblast.« Und ferner: »Da die ersten Zellen des Darmdrüsenblattes an den Enden des Darmfaserblattes auftreten, so hat die Annahme große Wahrscheinlichkeit für sich, daß das Darmdrüsenblatt ursprünglich eine direkte Fortsetzung dieser Zellenschicht war. Eine solche Annahme würde mit der Beobachtung übereinstimmen, daß die das Darmdrüsenblatt repräsentierenden Dotterzellen in den ersten Stadien der Gastrulaeinstülpung den zum Mesoblast werdenden Teil der Einstülpung ergänzen. — Das aber ist im wesentlichen die Anordnung der Keimblätter, wie wir sie bei den Chätognathen kennen gelernt haben.« Die Besonderheit der Insektengastrula, daß hier die »Entodermzellen« lange Zeit die ganze Furchungshöhle anfüllen, anstatt im eingestülpten Zellmaterial von Anfang an den Platz einzunehmen, der ihnen in typischen Fällen zukommt, führen die Brüder HERTWIG auf die starke Anhäufung von Dottermaterial in den Entodermzellen zurück.

Der Auffassung, daß die Dotterzellen dem Darmdrüsenblatt der Chätognathen vergleichbar seien, erwuchsen Schwierigkeiten aus der eigentümlichen Entstehungsweise dieser Zellen. In allen Fällen nämlich, welche bis zum Erscheinen der »Entwicklungsgeschichte der Aphiden« von WILL bekannt waren, trennen sich die Dotterzellen von den übrigen Zellen der Keimanlage in einer Weise, welche mit einer typischen Gastrulation nicht die mindeste Ähnlichkeit hat: Ihre Kerne bleiben entweder auf dem Stadium der Blastodermbildung, wenn die Mehrzahl der Furchungskerne an die Oberfläche des Eies steigt, im Dotter zurück (z. B. Lepidopteren nach BOBRETZKY) oder sie wandern nach erfolgter Blastodermbildung von verschiedenen Stellen des Blastoderms aus in den Dotter ein (»diffuse Entodermbildung« nach KOROTNEFF, z. B. *Gryllotalpa*, Phryganiden). Der oben beschriebene Gastrulationsprozeß, welcher das Mesoderm liefert, findet in diesen Fällen in einer weit späteren Entwicklungsperiode statt als die Differenzierung der Dotterzellen und steht in keinerlei

Beziehung zu ihr. — Die Untersuchungen Wills ergaben, daß bei den Aphiden mehr ursprüngliche Verhältnisse vorliegen. Bei diesem Objekt unterbleibt an einer bestimmten Stelle die Bildung des Blastoderms. Diese Stelle wird zum Blastoporus. »Am Rande des Blastoporus vermehren sich die Blastodermzellen besonders lebhaft; ein Teil derselben löst sich los und wandert in Form amöboider Zellen« (welche vorläufig als Dotterzellen funktionieren) »in das Innere des Eies, um das Entoderm zu bilden.« An der gleichen Stelle beginnt, im Anschluß an die Loslösung der »Entodermzellen«, die Bildung der Mesodermfurche. »Die Ränder des Blastoporus geben damit sowohl dem Entoderm als dem Mesoderm ihre Entstehung.«

Die Untersuchungen Wills führten demnach zu dem Ergebnis, daß die Differenzierung der Dotterzellen aus dem Blastoderm bei den Aphiden mit der Entstehung des sekundären Entoderms in typischen Fällen große Ähnlichkeit hat, im Gegensatz zur Bildung der Dotterzellen bei andern Insekten. Will schloß daraus, meiner Ansicht nach mit Recht, daß die Bildungsweise der Dotterzellen bei andern Insekten ein abgeleitetes Verhalten darstelle und erklärte die Dotterzellen sowohl der Aphiden als der übrigen Insekten für gleichwertig dem sekundären Entoderm einer typischen Gastrula. Damit stimmten die Resultate überein, welche Will bei den Aphiden und eine beträchtliche Anzahl von Autoren bei andern Pterygoten, über das weitere Schicksal der Dotterzellen erhalten hatten: daß die Dotterzellen das Mitteldarmepithel bilden und daß sie dabei in der oben beschriebenen, für den sekundären Entoblast charakteristischen Weise die Gastrulaeinstülpung ergänzen sollten.

Die andre von den beiden älteren Anschauungen über den Ursprung des Mitteldarmepithels basiert auf Beobachtungen von Kowalevsky, Grassi, Bütschli, Heider und andern und ist neuerdings durch ausführliche Untersuchungen von Escherich gestützt und ausgebaut worden. Die Anhänger dieser Richtung lassen die Dotterzellen als abortiven Teil der Furchungszellen zugrunde gehen, nachdem sie ihrer embryonalen Funktion, der Verflüssigung des Nahrungsdotters genügt haben. Heider hält es für wahrscheinlich, daß man sie »als einen abortiven Teil des Entoderms betrachten dürfe«. — Die seitlichen Zellstreifen, von denen aus das Mitteldarmepithel entsteht, gehen nach der Ansicht der genannten Autoren aus dem unteren Blatte hervor und gelten für entodermal.

Unter den Anhängern dieser Auffassung herrschte anfangs die

Vorstellung, daß die Darmdrüsenblattstreifen, gleich den Anlagen des Darmfaserblattes, auf der ganzen Strecke zwischen Stomodäum und Proktodäum aus den seitlichen Teilen des unteren Blattes entständen. Diese Vorstellung ließ eine befriedigende Erklärung für die oben erwähnte Öffnung am Grunde des Gastrulasackes vermissen.

Fortgesetzte Untersuchungen von KOWALEVSKY und von GRASSI führten dann zu dem Ergebnis, daß die Darmdrüsenblattstreifen von zwei isolierten Zellgruppen des unteren Blattes ausgingen, von denen die eine am Vorder-, die andre am Hinterende des Embryo gelegen sein sollte. Auf der zwischen diesen beiden Zellgruppen gelegenen Gastrulationsstrecke sollte nur Mesoderm gebildet werden[1]. Die Darmdrüsenblattstreifen entstehen, nach Ansicht der genannten Forscher, auf folgende Weise: Die »Entodermkeime«, welche in den beiden terminalen Zellgruppen des unteren Blattes enthalten sind, werden bei der Anlage des Stomodäums und des Proktodäums mit dem blinden inneren Ende dieser Ektodermeinstülpungen in die Tiefe geschoben. Dann gabelt sich jede von den beiden Entodermanlagen in zwei seitliche Zellstreifen. Der rechte Zellstreifen am Stomodäum wächst dem rechten am Proktodäum, der linke am Stomodäum dem linken am Proktodäum entgegen, bis beide Paare sich treffen und verschmelzen. Damit sind die beiden Zellstreifen des Darmdrüsenblattes hergestellt, welche nunmehr Stomodäum und Proktodäum verbinden.

Um den Vorgang der Differenzierung der beiden Entodermkeime aus der gesamten Masse des unteren Blattes auf die typische Bildungsweise des Darmdrüsenblattes (*Sagitta*) zurückzuführen, hat KOWALEVSKY hervorgehoben, daß bei *Musca* an den betreffenden Stellen der mediane Teil des unteren Blattes das Material zur Bildung des Entoderms liefere, während die lateralen Partien in mesodermalen Organen aufgingen. Diese Auffassung wurde durch Befunde von BÜTSCHLI und von ESCHERICH gestützt. Die Untersuchungen dieser Forscher ergaben, daß am Vorder- und am Hinterende des Muscidenembryo die Gastrulaeinstülpung durch Faltenbildung in drei Divertikel zerfällt; davon soll das mittlere die Entodermanlage bilden, die seitlichen

---

[1] Da somit im unteren Blatte die Anlagen des Entoderms und des Mesoderms enthalten sein sollten, belegte es KOWALEVSKY mit dem Namen »Entomesoderm«. Nach ESCHERICH ist bei den Muscicden »Ento- und Mesoderm von Anfang an deutlich differenziert; eine Entomesodermschicht kommt also nicht vor«. Bei *Chalicodoma* sollen nach CARRIÈRE Entoderm und Mesoderm sogar getrennt voneinander angelegt werden.

sollen Mesoderm liefern. Die auffallende Ähnlichkeit der geschilderten Verhältnisse mit der Bildung des Darmdrüsenblattes bei den Chätognathen hat die genannten Autoren zu dem Schlusse geführt, daß bei *Musca* ein besonders ursprünglicher Zustand erhalten sei. Für Insekten, bei denen sich die Trennung von Entoderm und Mesoderm ohne Divertikelbildung vollzieht, wird von ihnen eine weitergehende cänogenetische Abänderung angenommen (Orthopteren, Dermapteren, Lepidopteren). Besondere Beachtung haben Heider und Escherich einigen Fällen geschenkt, bei denen sich die Mitteldarmanlagen erst nach der Bildung von Stomodäum und Proktodäum vom Ektoderm dieser beiden Einstülpungen sondern sollen (Orthopteren, Dermapteren nach Heymons). Heider deutet diese Befunde, indem er annimmt, »daß bei den Orthopteren und Dermapteren die Vorderdarm- und Enddarmanlage auch eine latente Entodermgruppe in sich enthalten, die erst später zur Sonderung gelangt«. Die Ursache dieser verspäteten Trennung der Keimblätter soll das besonders frühzeitige Auftreten des Vorderdarmes und Enddarmes sein.

Den Ausfall des Entoderms auf der mittleren Gastrulationsstrecke und die eigentümliche Bildungsweise des Darmepithels von zwei getrennten Entodermanlagen aus hat man durch die sogenannte »Zerreißungshypothese« zu deuten gesucht: Durch die starke Längsstreckung, welche der Insektenembryo erleidet, bevor die Gastrulation stattfindet, sei der Zusammenhang des Entoderms in der Mitte verloren gegangen; er werde durch das Wachstum und die Begegnung der Darmepithelstreifen wieder hergestellt (Kowalevsky, Heider).

Will, der das Mitteldarmepithel von den Dotterzellen herleitet, stimmt in einem wesentlichen Punkte mit den Anhängern der eben geschilderten Anschauung überein. Nach seiner Ansicht schließen sich die Dotterzellen zuerst am vorderen und am hinteren Ende des Embryo, am Grunde des Stomodäums und des Proktodäums, zur Bildung des Darmepithels zusammen. Der mittlere Teil des Darmrohres bildet sich aber nicht durch Wachstum der terminalen Entodermanlagen, sondern durch den Zusammenschluß und die Umwandlung weiterer Dotterzellen.

Die Anhänger der neuesten Auffassung (Witlaczil, Rabito, Voeltzkow, Lécaillon, Heymons, Schwartze für Lepidopteren und Deegener) schließen sich insofern der zuerst besprochenen Ansicht an, als auch sie in den Dotterzellen das ursprüngliche Entoderm der Pterygoten erblicken, während der Gastrulationsprozeß lediglich Mesoderm liefern soll. Mit den Vertretern der zuletzt genannten

Anschauung stimmen sie dagegen darin überein, daß sie die Dotterzellen zugrunde gehen und das Mitteldarmepithel von zwei getrennten Anlagen aus, einer vorderen und einer hinteren, entstehen lassen. Sie lassen aber die beiden Zellgruppen am Grunde des Stomodäums und Proktodäums, von denen sie das Mitteldarmepithel herleiten, aus dem Ektoderm dieser Einstülpungen selbst hervorgehen, erklären also das Mitteldarmepithel der pterygoten Insekten für ektodermal, die pterygoten Insekten im postembryonalen Zustande für Tiere ohne Entoderm. Nur bei den Odonaten kämen, nach HEYMONS, Dotterzellen bei der Mitteldarmbildung mit zur Verwendung.

Material und Methoden.

Als Material zu meinen Untersuchungen verwandte ich Eier von *Endromis versicolora* L., einem Bombyciden, und von drei Zygänenarten, *Zygaena minos*, *trifolii* und *filipendulae*. Da ich die Entwicklung des Mitteldarmes an Endromis eingehend studiert habe, werde ich meine Befunde an Zygänen nur in Fällen heranziehen, wo diese Objekte den Vorzug größerer Deutlichkeit haben.

Endromis legt ihre Eier im April an Birken- und Erlenzweige. Die Entwicklung im Ei dauert 3 Wochen und darüber. Die Entwicklungsdauer der Zygäneneier beträgt etwa 8 Tage, wenn sie von Frühsommer-, und bis zu 14, wenn sie von Spätsommergelegen stammen.

Die Eier sämtlicher Arten konservierte ich am besten mit erhitzter PERENYIscher Mischung. Um das unerläßliche Abschälen vor dem Färben und Schneiden zu erleichtern, wurden die dickschaligen Eier von *Endromis* 4—5 Stunden in 5prozentige Lösung von Formol gebracht und vor dem Übertragen in die Färbeflüssigkeit sorgfältig mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Zygäneneier wurden ohne weiteres abgeschält. Zum Färben eignet sich am besten für die Zygäneneier Pikrokarmin nach WEIGERT, für die von *Endromis* leichte Stückfärbung mit Pikrokarmin (etwa 24 Stunden) und Nachfärbung der Schnitte mit DELAFIELDschem Hämatoxylin, um die Kerne mehr hervorzuheben. Die Dicke der Schnitte beträgt, je nach Bedürfnis, 7, 10 oder 15 μ.

Untersuchungen.

Bevor ich die Entstehung der Mitteldarmanlagen zu schildern beginne, möchte ich einige Worte über den Dotter und sein Verhalten zum Keimstreif auf Stadien vor Beginn der Gastrulation vorausschicken. Die betreffenden Präparate stammen von *Zygaena*. Dasjenige,

nach welchem die Abbildung Fig. 1 hergestellt ist, ist mir von Herrn Professor R. Hertwig gütigst überlassen worden, der es bei Gelegenheit seiner Studien zur Cölomtheorie angefertigt hat. Es handelt sich um ein wenige Stunden altes Stadium. Man unterscheidet auf dem abgebildeten Schnitte eine innere blasser und eine äußere dunkler gefärbte Sphäre. Erstere ist von feinen Dotterplättchen erfüllt, zwischen welche große, stark gefärbte Kerne eingelagert sind. Der größere Teil von diesen ist in einem Kreise eingestellt, die übrigen liegen ungeordnet innerhalb der Peripherie dieses Kreises. Von den im Kreise angeordneten Kernen aus ziehen Plasmastränge gegen die Mitte des Schnittes hin; in der Regel fließen dabei benachbarte Stränge zusammen. Während die in der Mitte gelegenen Kerne wohl die ersten »Dotterkerne« vorstellen, waren die im Kreise eingestellten, meiner Ansicht nach, auf der Wanderung nach der Oberfläche des Eies hin begriffen, um dort das Blastoderm zu bilden; die Plasmastränge machen den Eindruck, daß die Masse des Protoplasmas den Kernen bei ihren Teilungen und auf ihrem Wege zur Oberfläche des Eies nicht habe folgen können und daß eine nachträgliche Verteilung des Plasmas auf die einzelnen Kerne stattfinde. Die dunkle breite Randzone enthält weder Dotterplättchen noch Kerne und erscheint rein plasmatisch. Ich deute sie als Keimhautblastem und möchte dabei erwähnen, daß ein solches weder von Bobretzky noch von Schwartze bei Lepidopteren vorgefunden worden ist.

Fig. 2 ist nach einem Schnitte durch einen etwa 60 Stunden alten Embryo von *Zygaena* (Spätsommergelege) hergestellt. Die Schnittrichtung ist der Sagittalebene durch den Embryo annähernd parallel. Man unterscheidet den Dotter in der mittleren Region und eine Randzone, welche zum größeren Teil von dem dünnen, aus einschichtigem Zylinderepithel gebildeten Keimstreif eingenommen wird; wo dieser fehlt, reicht der Dotter bis an einen feinen, hellgefärbten Streifen an der Peripherie des Eies, die aus Plattenepithel gebildete Serosa; von den beiden Enden des Keimstreifs erheben sich die Amnionfalten. Der übrige Teil des Amnions liegt der Serosa noch so dicht an, daß er bei der Vergrößerung von Fig. 2 nicht deutlich von ihr zu unterscheiden ist. Der Dotter hat sich im Vergleiche mit dem der Fig. 1 wesentlich verändert. Er besteht aus deutlich begrenzten Schollen[1] von sehr ungleicher Größe, von denen die meisten

[1] Die leeren Räume, welche hier an den meisten Stellen zwischen den Dotterzellen bemerkbar sind, entstehen, besondere später zu erörternde Fälle ausgenommen, durch leichte Schrumpfung des Dotters beim Konservieren. Wo

mehrere Kerne enthalten. Die Kerne liegen häufig nahe beisammen in der mittleren Region ihrer Schollen, ein Verhalten, das für frühe Stadien bei meinen beiden Objekten charakteristisch ist. Die Kerne sind oft von einem deutlich sichtbaren Plasmahof umgeben; verbindende Plasmastränge sind nirgends wahrzunehmen. Man hat in den Dotterschollen die oben erwähnten »Dotterzellen« vor sich; die Abgrenzung des Dotters in solche bezeichnet man als »Dotterfurchung«.

Bei geeigneter Färbung zeigen die Dotterzellen von *Zygaena* bis zur vorgeschrittenen Gastrulation die in Fig. 3 wiedergegebene feinere Struktur. In der näheren Umgebung der Kerne erscheint der Dotter fein granuliert und von Plasma reichlich durchsetzt, in größerer Entfernung von ihnen besteht er aus gröberen Plättchen. Auf der Abbildung ist nur die erstgenannte Zone wiedergegeben. Die Kerne sind im Vergleich zu denen im Keimstreif meistens sehr groß, doch kommen auch solche vor, die jene an Größe nicht übertreffen. Ihre Form ist meist regelmäßig, rund bis oval. Sie enthalten stets mehrere stark gefärbte Chromatinstücke von rundlicher Gestalt. Der Rest ihres Inhalts ist blaß gefärbt und ungleichmäßig fein granuliert.

Schwartze hat an Dotterkernen von *Lasiocampa* schon auf frühen Stadien einen beginnenden »Zerfall der Chromatinsubstanz« wahrgenommen und daraus auf den Beginn der Degeneration dieser Dotterzellen geschlossen. Ich kann in der eben geschilderten feinen Verteilung des Chromatins, wie sie in den Dotterkernen von *Zygaena* bis zur vorgeschrittenen Gastrulation — und in denen von *Endromis* bis zur vorgeschrittenen Mitteldarmbildung — zu beobachten ist, kein Anzeichen von Degeneration erblicken. — Für die Histologie der Dotterkerne von *Zygaena* nach Beendigung der Gastrulation stehen mir keine günstigen Präparate zur Verfügung. Die Darstellung der Dotterkerne verlangt schon bei jungen Stadien eine weit stärkere Differenzierung als sie für die Zellen des Keimstreifs nötig ist. Unterbleibt oder versagt die Differenzierung, so färben sich Teile der plasmatischen Zone der Dotterzelle, welche die Dotterkerne umgibt, stark mit, so daß es nicht mehr möglich ist, Plasma und Kerne genau zu unterscheiden. Je älter die Embryonen sind, desto schwieriger wird die Darstellung ihrer Dotterkerne.

Zygaena ist ein besonders günstiges Objekt für das Studium der Übergänge zwischen Dotterzellen und Zellen des Keimstreifs auf

---

diese unterblieben ist, liegen die Dotterzellen einander sowohl als dem Keimstreif dicht an. Aber auch dann sind die Grenzen zwischen ihnen deutlich zu erkennen.

Stadien vor der Bildung des unteren Blattes. Wo der Dotter an die Innenfläche des Blastoderms grenzt findet man häufig in ihm große, wenig Dotter enthaltende Zellen, die dem Keimstreif dicht anliegen oder mit einem Teile ihres Plasmaleibes zwischen seine Zellen eingefügt sind. Daneben sieht man im Verbande des Keimstreifs auffallend große blasige Zellen mit großen Kernen, die sich durch diese Eigenschaften als Übergänge zu Dotterzellen erweisen (Fig. 4, auch Fig. 2 *ubg*). Heymons und Schwartze erklären solche Zellen für »Paracyten«, die aus dem Keimstreif in den Dotter auswandern und dort ausnahmslos zugrunde gehen. Ob es sich bei *Zygaena* um eine Auswanderung von Zellen aus dem Keimstreif handelt und nicht vielmehr um Dotterzellen, welche sich dem Keimstreif anschließen, muß ich unentschieden lassen. Dafür, daß die Zellen zugrunde gingen sind keinerlei Anhaltspunkte zu finden: Degenerationserscheinungen, wie sie für »Paracyten« charakteristisch sind, und wie sie auch Schwartze von *Lasiocampa* beschrieben hat, habe ich an den geschilderten Übergangszellen weder bei *Zygaena* noch bei *Endromis* wahrgenommen.

Am häufigsten habe ich derartige Zellen bei beiden Objekten in der Gegend des Hinterendes gefunden. Doch handelt es sich stets nur um wenige Zellen: An keiner Stelle geht ein größerer Bezirk des Keimstreifs in die Zellenmasse des Dotters über.

Bildung des unteren Blattes.

Ich wende mich nunmehr zu einem etwa 64 Stunden alten Stadium von *Endromis*. Zuerst einige Worte zur allgemeinen Charakteristik: Der schmale Keimstreif liegt bereits tief in den Dotter versenkt; er ist »immers«. Er kehrt seine Bauchseite, welche noch keine Spur von Extremitäten und von Segmentierung zeigt, der Oberfläche des Eies zu und ist mit beiden Enden eingekrümmt[1], etwa parallel der Oberflächenkrümmung des Eies. Sein Vorderende besitzt zwei wenig umfangreiche Vorwölbungen, die durch eine mediane, sagittal verlaufende Rinne gegeneinander abgesetzt sind. Man bezeichnet diese Vorwölbungen als »Kopflappen«. Vorder- und Hinterende sind

[1] Infolge dieser Einkrümmung war es mir nicht möglich, von allen Regionen des Embryo genaue Querschnitte zu erhalten. Wenn man die Embryonen so orientiert, daß die Mitte genau quer getroffen wird, so ergibt sich auch für die eingekrümmte vordere und hintere Partie eine Reihe günstiger Schnitte. In den Bereich dieser Schnitte fallen am Vorderende die vordere Entodermanlage und die Anlage des Stomodäums.

annähernd gleich breit[1], die Mitte ist beträchtlich schmäler als die Enden. Die Querschnitte (Textfig. 1) geben den Breitenunterschied zwischen Mitte und Vorderende genau wieder.

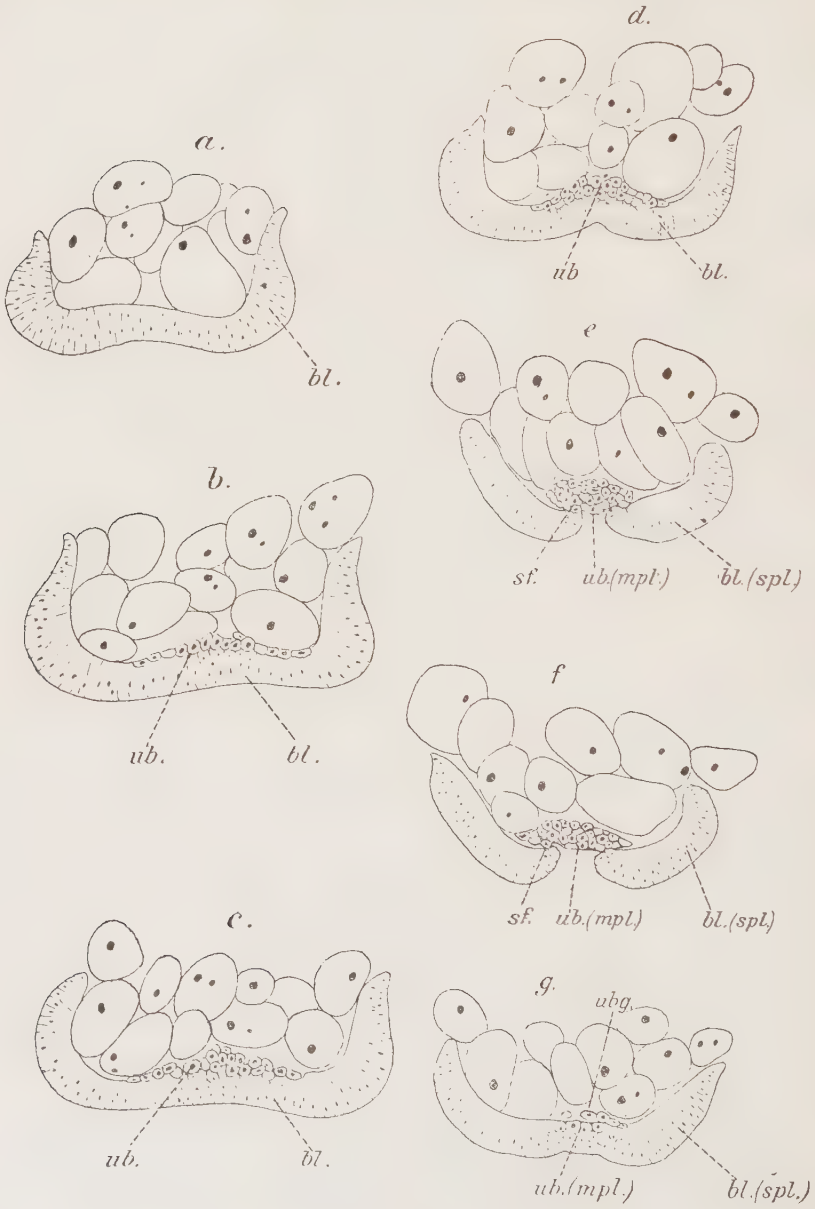
Der Dotter ist überall deutlich abgefurcht. Seine Zellen sind meist unregelmäßig gestaltet und liegen einander und dem Keimstreif dicht an, doch finden sich, hauptsächlich in der Nähe der Innenfläche des Keimstreifs, rundliche isolierte Dotterzellen; diese sind meistens von geringerer Größe als die unregelmäßig gestalteten. In Fig. 5 sind zwei Dotterkerne abgebildet. Sie unterscheiden sich von den oben beschriebenen von *Zygaena* durch ihre unregelmäßige Gestalt und ihr ungleichmäßiger verteiltes Chromatin. Von diesen Unterschieden scheint die Art der Chromatinverteilung konstant zu sein. Dagegen findet man auf allen meinen Stadien außer unregelmäßig geformten regelmäßig runde und ovale Dotterkerne. Bis zur vorgeschrittenen Mitteldarmbildung sind die regelmäßig geformten sogar entschieden in der Mehrzahl. Die beiden abgebildeten Kerne machen den Eindruck, als ob sie vor kurzem aus einer Teilung hervorgegangen seien. Man findet nicht selten solche Bilder. Da es mir nie gelungen ist, mitotische Figuren aufzufinden, liegt es nahe an eine direkte Teilung der Dotterkerne zu denken, wie sie an Dotterkernen und in der Serosa von *Lasiocampa* (Schwartze) erschlossen worden ist. Sie wurde in dem genannten Falle, gemäß der von Flemming und Ziegler begründeten Anschauung, als Zeichen von Degeneration aufgefaßt[2]. In der Serosa von *Endromis* habe ich ähnliche Bilder gesehen.

Überblickt man die Abbildungen der umstehenden Textfig. 1 (Querschnitte), ohne sich auf das Stadium einzelner Schnitte einzulassen, so sind überall zunächst Dotterzellen und Keimstreif zu unterscheiden. An letzterem erkennt man außer dem aus zylindrischen Zellen gebildeten Blastoderm (*bl*) eine weniger umfangreiche Zellgruppe, welche aus blasigen und polygonalen Zellen besteht und von der Mitte des Blastoderms aus dorsal — auf allen Figuren ist die Dorsalseite nach oben gekehrt — in den Dotter vorragt (*ub*). Beide Bestandteile des Keimstreifs sind durch Übergangszellen miteinander

[1] Bei wenige Stunden jüngeren Embryonen ist das Hinterende bedeutend breiter.

[2] Auf den vorliegenden Fall paßt die Ansicht Zieglers, daß Amitose bei Metazoen »vorzugsweise ..... bei Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Sekretions- oder Assimilationsprozeß vorstehen«. Daß die Amitose nicht immer auf diese Ursache zurückzuführen ist, beweist ihre Rolle bei der Eibildung von *Tubularia* (Doflein).

verbunden. Es ist wohl erlaubt, mit Rücksicht auf die einfachere Benennung in der folgenden Schilderung, die anerkannte Tatsache, daß es sich bei solchen Bildern um einen Gastrulationsprozeß handelt,



Textfig. 1 *a*—*g*.

vorweg zu nehmen; ich bezeichne den medianen Zellkomplex *ub* als »unteres Blatt« und vermeide absichtlich den Namen Entomesoderm, da der entodermale Charakter dieses Blattes bestritten wird.

Verfolgt man die Querschnitte in der Richtung von vorn nach hinten, so trifft man zunächst einige (Textfig. 1 *a*), welche die Kopflappen flächenhaft getroffen haben. Das Blastoderm erscheint auf solchen Schnitten mehrschichtig, was aber wohl nur auf die schiefe Schnittrichtung zurückzuführen ist. Von einem unteren Blatte ist noch nichts zu bemerken. Einige Schnitte weiter hinten (Textfig. 1 *b*) ist der Keimstreif merklich breiter geworden. Das Blastoderm zeigt an seiner Ventralseite eine seichte Einsenkung. Dorsal ist ihm eine Reihe blasiger und polygonaler Zellen angelagert, welche hier das untere Blatt bilden. In der Mitte sind zwischen beiden Blättern Übergänge sichtbar, während die seitlichen Zellen des unteren Blattes gegen das Blastoderm abgegrenzt sind. Auf den folgenden Schnitten zeigt der Keimstreif das gleiche Aussehen, nur nimmt das untere Blatt von Schnitt zu Schnitt an Masse zu und die Stelle des Zusammenhanges zwischen beiden Blättern wird beständig breiter (Textfig. 1 *c*). Dann beginnt der Keimstreif allmählich schmäler zu werden, und als wichtigster Unterschied tritt eine deutliche Kerbe in der Mitte seiner Ventralseite auf; es ist also in dieser Region, im Gegensatz zur eben beschriebenen, eine Gastrularinne vorhanden (Textfig. 1 *d*). Dementsprechend ist auch das untere Blatt schmäler geworden und ragt in der Mitte weiter gegen den Dotter vor. Wenige Schnitte weiter hinten beginnt die vordere Einkrümmung des Embryo. Auf dieser Strecke fallen die Schnitte flächenhaft aus; eine genauere Beschreibung ist deshalb nicht statthaft. Hervorzuheben ist, daß die Bildung des unteren Blattes nirgends unterbrochen wird. Hinter der Biegung trifft man auf den ersten Schnitten den in Textfig. 1 *d* abgebildeten Typus wieder, er geht aber bald in den der Textfig. 1 *e* über. Es entsteht hier das Bild einer Gastrulation mit »Mittelplatte« (*mpl*) und »Seitenplatten« (*spl*). Man stellt sich diesen Vorgang folgendermaßen vor: In der Region, in welcher die Gastrulation nach dem genannten Typus stattfindet, sondern sich am Keimstreif nebeneinander drei Platten. Die mittlere Platte wird in die Tiefe versenkt, während sich die Seitenplatten über sie wegschieben und in der Mediane miteinander verwachsen. Aus der Mittelplatte geht dabei das untere Blatt, aus den Seitenplatten des Ektoderm hervor. Dieser Auffassung (Korschelt und Heider) gemäß hätte man in Textfig. 1 *e*, *f* und *g* verschiedene Stadien der Gastrulation mit Mittelplatte und Seiten-

platten vor sich. Bei *g* läge die Mittelplatte (*mpl*) noch zwischen den Seitenplatten (*spl*). Bei *e* und *f* wäre sie schon deutlich differenziert und in die Tiefe geschoben, die Seitenplatten hätten sich aber noch nicht über ihr zusammengeschlossen. Von den drei Schnitten ist der in *e* dargestellte am weitesten vorn geführt, der der Fig. *f* wenig weiter hinten und der der Fig. *g* eine größere Strecke hinter dem von *f*. Was die Art anlangt, wie in solchen Fällen die Mittelplatte versenkt werden soll, so unterscheidet man zwischen dem Prozeß der »Einstülpung« und dem der »Überschiebung« (an Lepidopteren beobachtet von Kowalevsky, Bobretzky und Schwartze). Für die »Einstülpung« soll die lange Dauer des Zusammenhanges der Mittelplatte mit den Seitenplatten vermittels seitlicher Falten und die Einkrümmung der Mittelplatte zu einem deutlichen Rohre, für die »Überschiebung« soll das Fehlen der Einkrümmung und der Faltenbildung und die frühzeitige Trennung der Mittelplatte von den Seitenplatten charakteristisch sein. Wie die Figuren zeigen, fehlt bei *Endromis* die Einkrümmung der Mittelplatte, zugleich aber ist ein dauernder Zusammenhang der drei Platten vorhanden und die Faltenbildung (bei *e* und *f*) angedeutet (*sf*). Man wird daher in diesem Falle am besten von einem Übergang zwischen den genannten beiden Typen sprechen, wie ihn bereits Graber für Lepidopteren angegeben hat, und diese Art der Bildung des unteren Blattes als Einstülpung ohne Bildung eines deutlichen Rohres bezeichnen. Ich werde auf diese Deutung bei Gelegenheit der Beschreibung eines späteren Stadiums (Textfig. 2) zurückkommen.

Zwischen Textfig. 1 *e* und 1 *f* sind folgende Unterschiede bemerkbar. Bei *e* sind die Seitenplatten einander in der Mediane mehr genähert, der Zusammenhang zwischen den beiden Blättern ist deutlicher, das untere Blatt ist weniger in die Breite ausgedehnt. Über die Bedeutung dieser Unterschiede bin ich zu keinem endgültigen Resultat gekommen. Da Bilder, wie die in *e* und *f* wiedergegebenen, in der mittleren Gastrulationsstrecke mehrmals miteinander abwechseln, darf man vielleicht an segmentale Unterschiede denken, die sich bei der Bildung des unteren Blattes geltend machten, bevor noch Segmente äußerlich am Embryo zu erkennen sind.

Nahe der hinteren Einkrümmung des Embryo gehen die Bilder nach Typus *g* in solche mit einschichtigem Blastoderm ohne Andeutung einer Gastrulation über. Man trifft in dieser Region besonders häufig Übergangszellen zwischen Keimstreif und Dotter, wie ich sie oben beschrieben habe. Auf Fig. 1 *g* sind bereits einige solche Zellen (*ubg*) sichtbar.

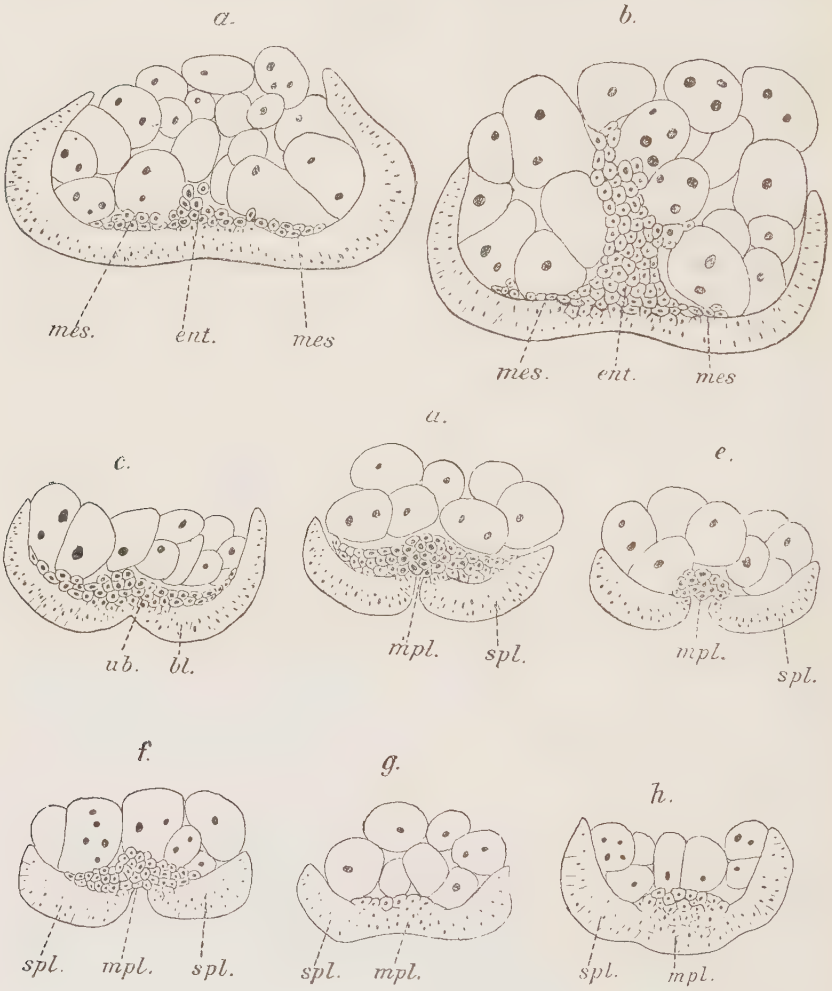
Die Untersuchung des eben geschilderten Stadiums ergibt hinsichtlich der Bildung des unteren Blattes folgende Hauptresultate: Das untere Blatt wird zuerst in der mittleren und der vorderen Region (mit Ausschluß der Kopflappen) des Embryo angelegt. Die Anlage auf dieser Strecke findet auf dreierlei Art statt: Vorn ohne Rinne, durch Einwucherung des Blastoderms, dahinter durch Einwucherung unter Bildung einer Rinne, schließlich durch Bildung einer Mittel- und zweier Seitenplatten. Das untere Blatt der ersten Region geht in das der zweiten, das untere Blatt der zweiten in das der dritten ohne Unterbrechung über.

Um das Verhalten des unteren Blattes auf der Strecke der vorderen Biegung des Keimstreifs genauer zu untersuchen, wurde die Schnittserie angefertigt, welcher das Bild der Fig. 6 entnommen ist. Es handelt sich um einen der Sagittalebene durch den Embryo annähernd parallelen, nahe der Mediane verlaufenden Schnitt. Das Alter des betreffenden Eies betrug, wie beim zuletzt erwähnten Stadium, etwa 64 Stunden. Auf der Abbildung ist nur die vordere Hälfte des Schnittes wiedergegeben, da weiter hinten das untere Blatt noch fehlt. Man unterscheidet am Keimstreifen das (auf der Abbildung dunkler gefärbte) aus zylindrischen Zellen gebildete Blastoderm (*bl*), dem das aus polygonalen und blasigen Zellen bestehende untere Blatt (*vub* und *mub*) anliegt. Auf der weitaus längeren Strecke hängen beide Blätter innig zusammen, nur an seinem vorderen und hinteren Ende ist das untere Blatt gegen das Blastoderm abgegrenzt infolge der leichten Abweichung der Schnittrichtung nach der Transversalebene zu, wodurch an den beiden genannten Stellen die Linie des Zusammenhanges der Blätter überschritten wurde.

Das untere Blatt bildet in seiner ganzen Länge eine ununterbrochene Zellenmasse. Es erscheint in der vorderen Region des Keimstreifs (*vub*) und in der mittleren (*mub*) annähernd gleich stark entwickelt; an der Grenze beider aber, in der Gegend der vorderen Einkrümmung, ist eine Stelle wahrzunehmen (*x*), wo es an Wachstum beträchtlich zurückgeblieben ist. Zieht man die übrigen Schnitte der Serie, soweit auf ihnen das untere Blatt getroffen ist, zum Vergleiche heran, so ergibt sich außerdem, daß das untere Blatt an der fraglichen Stelle auch weniger weit seitwärts ausgebreitet ist als an den übrigen. Die Sagittalschnitte bestätigen somit, daß die Bildung des unteren Blattes auf der vorderen Einkrümmung nirgends unterbrochen ist, zeigen aber zugleich, daß zwischen seiner vorderen und seiner

mittleren Region eine Strecke besteht, auf der es an Wachstum zurückbleibt.

Das Stadium, zu dem ich nun übergehe, ist etwa 70 Stunden alt. Die Segmentierung ist bereits deutlich ausgeprägt. Extremitätenanlagen



Textfig. 2 *a*—*h*.

fehlen noch. Von den beiden Enden ist jetzt das hintere merklich schmäler; den Unterschied zwischen Vorderende und Mitte veranschaulicht Textfig. 2. — Am meisten fällt, im Vergleich mit dem zuletzt besprochenen Stadium, die starke Erweiterung der Kopflappen auf.

Einen Querschnitt nahe hinter der medianen, sagittal verlaufenden Rinne zwischen den Kopflappen gibt Textfig. 2*a* wieder. Die Stelle entspricht annähernd derjenigen in der zuletzt beschriebenen Querschnittserie, welcher der Schnitt der Textfig. 1*a* entnommen ist. Wie dort fehlt am Blastoderm eine ventrale Einkerbung, eine Gastrularinne. Das untere Blatt liegt, wie bei Textfig. 1*b* dem Blastoderm als breite Zellenmasse an, nur dehnt es sich weiter nach den Seiten aus und läßt drei eng aneinandergrenzende Zellengruppen unterscheiden: Eine mittlere (*ent*), welche am weitesten in den Dotter vorspringt und in ihrer ganzen Breite mit dem Blastoderm durch Übergänge verbunden ist, und zwei seitliche (*mes*) flachere, welche gegen das Blastoderm abgegrenzt sind. Nach vorn zu lassen sich diese drei Gruppen in die Kopflappen hinein verfolgen. Dabei nimmt die mittlere beständig an Masse ab, so daß die seitlichen bald nur mehr durch eine Reihe von Zellen miteinander verbunden sind. Die vordersten Schnitte sind flächenhaft und ungünstig zur Beurteilung der Verhältnisse. Ich kann daher nicht entscheiden, ob das Blastoderm der Kopflappen selbst an der Bildung des unteren Blattes in dieser Region beteiligt ist. Man kann nur erkennen, daß die Zellen der seitlichen Gruppen des unteren Blattes bis an die vordere Wölbung der Kopflappen reichen.

Wenn man die Verhältnisse von der Stelle der Textfig. 2*a* weiter nach hinten verfolgt, so fällt vor allem das beständige Anwachsen der mittleren Zellmasse des unteren Blattes (*ent*) auf, welche schon wenige Schnitte hinter Fig. 2*a* die Dimensionen und die histologische Beschaffenheit erreicht, wie sie Textfig. 2*b* wiedergibt. Das Blastoderm besteht hier in seinem mittleren Teile aus einer auffallend dünnen Schicht, die Strecke seines Überganges in das untere Blatt ist außerordentlich breit. Das untere Blatt ragt als mächtiger Zellenkegel (*ent*) in den Dotter hinein. Die oben beschriebenen seitlichen Zellgruppen des unteren Blattes bestehen nur mehr aus wenigen Zellen. Der in den Dotter vorragende Zellenkeil besteht zum größten Teil aus großen blasigen Zellen. An den Grenzen dieses Keiles gegen den Dotter sind sie besonders groß und locker aneinander gelagert. Hier finden sich häufig Übergänge von blasigen Zellen zu Dotterzellen. An der am weitesten in den Dotter vorgeschobenen Partie des unteren Blattes sind die Endzellen in Spitzen ausgezogen. Auf dem nächsten Schnitte hinter dem von Fig. 2*b* sind die geschilderten seitlichen Gruppen des unteren Blattes nicht mehr zu unterscheiden. Hier und auf den nächstfolgenden Schnitten besteht

das untere Blatt aus einer einheitlichen, tief in den Dotter hineinragenden Masse von blasigen Zellen. Auf meinen Präparaten von diesem Stadium ist die beschriebene Zellmasse auf 7 bis 8 Schnitten zu je 10 μ sichtbar. Das untere Blatt bildet also hier in der vorderen Region eine besonders mächtige Anhäufung. Ich bezeichne diese Anhäufung, der einfacheren Ausdrucksweise halber, im folgenden als »Gastrulakeil«[1].

Weiter hinten flacht sich die Zellmasse des unteren Blattes allmählich ab, der Keimstreif wird immer schmäler, und es tritt auf der Ventralseite des Blastoderms eine anfangs seichte, dann immer tiefer einschneidende Kerbe auf, genau wie das auf dem zuletzt beschriebenen Stadium zu bemerken war. Zugleich wird die Übergangsstelle vom Blastoderm zum unteren Blatt wieder schmäler und das untere Blatt ragt immer weiter nach den Seiten vor. Ein derartiges Bild ist in Textfig. 2*c* wiedergegeben. Dieser Gastrulationstypus läßt sich bis in die vordere Biegung des Embryo und hinter dieser noch einige Schnitte weit verfolgen. Dabei breitet sich aber das untere Blatt nicht überall gleich weit nach den Seiten aus, sondern es wird eine regelmäßig wechselnde Ab- und Zunahme dieses Blattes im Verlaufe der genannten Strecke bemerkbar. Hinter der vorderen Biegung wird die mediane Rinne immer tiefer, und es erscheinen Bilder wie die von Textfig. *d* und *e*. Beide lassen sich auf den dritten Gastrulationstypus zurückführen, der am zuletzt beschriebenen Stadium beobachtet wurde, auf die Bildung des unteren Blattes durch Differenzierung des Blastoderms in eine Mittel- und zwei Seitenplatten. Bei *d* hat sich die Mittelplatte (*mpl*) nach beiden Seiten weit ausgebreitet, die beiden Seitenplatten (*spl*) sind einander in der Mediane stark genähert. Etwas weiter hinten, auf dem Schnitte von *e* fällt die geringe Masse des unteren Blattes auf, das hier auf die Mitte des Schnittes beschränkt ist; die Seitenplatten sind, im Vergleich zu *d* weit voneinander entfernt. Auf beiden Figuren sind Seitenplatten und Mittelplatte durch Übergangszellen zwischen Blastoderm und unterem Blatte miteinander verbunden, nur treten diese Übergänge auf Textfig. 2*e* infolge der geringeren Entwicklung des unteren Blattes mehr hervor. Daher trägt diese Figur deutlicher den Charakter der

[1] Dieser Gastrulakeil wurde bereits von Hatschek (Taf. VII, Fig. 4) abgebildet und richtig gedeutet; er bezeichnet ihn als »Entoderm« und erblickt in ihm »die Anlage des Mitteldarmes«. — Schwartze bezeichnet den Gastrulakeil als »Mesodermanhäufung«, läßt aus ihm nur die Blutzellen hervorgehen und bringt ihn zum Mitteldarmepithel nicht in Beziehung.

Einstülpung. Eine Einkrümmung der Mittelplatte zu einem Rohre ist auf keiner der beiden Abbildungen zu bemerken. Hinter der Region von Fig. *e* wächst die Masse des unteren Blattes wieder an, bis wieder Bilder mit dem Aussehen von *d* erscheinen. Es folgen dann weiter bis zur hinteren Biegung des Embryo regelmäßig wechselnd An- und Abschwellungen des unteren Blattes. Die Schnitte durch die Anschwellungen zeigen bald den Typus der Textfig. 2*f*, diejenigen durch Stellen mit schwächerer Entwicklung des unteren Blattes den von Textfig. 2*g*. In beiden Fällen zeigt sich eine Abnahme der Masse des unteren Blattes, bei *f* im Vergleich mit *d*, bei *g* im Vergleich mit *e*. Bei *f* ist außerdem die Entfernung der Seitenplatten in der Mitte bedeutend größer und die Gastrulafurche weniger tief als bei *d*. Auf Fig. *g* ist die Mittelplatte nur schwach gegen den Dotter vorgewölbt. In der Region hinter *g*, nahe der hinteren Biegung des Embryo, liegt die Mittelplatte noch zwischen den Seitenplatten (Textfig. 2*h*). Es lassen sich hier noch regelmäßige An- und Abschwellungen der Zellmasse der Mittelplatte verfolgen. In Fig. *h* ist die Stelle einer solchen Anschwellung getroffen. Im Verlaufe der hinteren Biegung ist die Mittelplatte noch zu unterscheiden, jenseits der hinteren Biegung, am Hinterende des Embryo, fehlt das untere Blatt noch vollkommen. Man findet demnach, im Einklang mit meinen Befunden an der zuletzt beschriebenen Querschnittserie, auch hier einen allmählich von vorn nach hinten vorschreitenden Gastrulationsprozeß.

Infolge der Krümmung des Embryo am vorderen und hinteren Ende ist es nicht möglich, die Zahl der Anschwellungen des unteren Blattes auf Querschnittserien festzustellen und mit der Anzahl der segmentalen Mesodermanhäufungen zu vergleichen, welche auf Sagittalschnitten zu bemerken sind (vgl. Textfig. 4 *mes*). Ich halte es aber für höchst wahrscheinlich, daß es sich auch auf den Querschnitten um nichts andres als um diese segmentalen Anhäufungen handelt. Den Bildern der Sagittalschnitte gemäß fielen die Anschwellungen mit den Segmenten, die Stellen mit schwächerer Entwicklung des unteren Blattes mit den Segmentgrenzen zusammen. Den eben beschriebenen Querschnittbildern (Textfig. *g* und *h*) zufolge wären diese segmentalen Unterschiede auf der Gastrulationsstrecke mit Mittelplatte und Seitenplatten bereits ausgeprägt, bevor die Einstülpung der Mittelplatte begonnen hat.

Auch am Hinterende findet die Bildung des unteren Blattes nach dem Typus einer Gastrulation mit Mittelplatte und Seitenplatten statt.

Von »seitlicher Überschiebung«, wie Schwartze sie am Hinterende von *Lasiocampa* gefunden hat, darf aber bei *Endromis* auch hier nicht gesprochen werden, da der Zusammenhang mit den Seitenplatten noch erhalten bleibt, wenn die Mittelplatte bereits in die Tiefe gesunken und eine deutliche Gastrulafurche sichtbar ist. Das untere Blatt bildet am Hinterende keine wesentlich dickere Lage als in der mittleren Region des Embryo. Der größeren Breite des Hinterendes entsprechend wird aber hier bedeutend mehr Zellmaterial eingestülpt, und das untere Blatt breitet sich weiter nach den Seiten aus. Genauere Untersuchungen der Verhältnisse mittels Querschnitten werden bald durch die Einkrümmung nach innen erschwert, welche das Hinterende noch vor Beendigung der Gastrulation erleidet.

Die Trennung der Keimblätter auf der Strecke vom vorderen Ende der Gastrulafurche an bis zum hinteren Ende des Keimstreifs findet von vorn nach hinten vorschreitend statt. Wenn die Furche sich geschlossen hat, kann man auf Querschnitten noch immer das Alternieren von Stellen mit stark und solchen mit schwach entwickeltem unteren Blatt bemerken. An ersteren ist es weit nach den Seiten ausgebreitet, an letzteren ist es auf die Mitte beschränkt. Dann dringt es an den Stellen, an denen es schwach entwickelt ist, nach den Seiten vor und läßt schließlich die Mitte vollkommen frei, während es auf den Strecken, wo es Anschwellungen bildet, auch nach der Trennung der Blätter in der Mediane dem Ektoderm noch dicht anliegt. Hier verläßt das untere Blatt erst bei der Anlage der Cölomsäckchen die Mediane. Mit diesen Beobachtungen stimmt die Angabe Schwartzes überein, wonach das Mesoderm an den »Segmentgrenzen« früher nach den Seiten zurückweichen soll als in der »Segmentmitte«. Schwartze fügt hinzu, das »Einstülpungsrohr« schließe sich an den ersteren früher als an der letzteren. Diesen Unterschied habe ich bei *Endromis* nicht auffinden können, auf keinen Fall ist er bei meinem Objekte bedeutend.

Der Abschluß der Gastrulation am Vorderende des Embryo soll im folgenden im Zusammenhang mit der Bildung des Stomodäums und der vorderen Mitteldarmanlage behandelt werden.

Bildung des Stomodäums und der vorderen Mitteldarmanlage.

Der Embryo der Querschnittserie, nach welcher die Figg. 7—9 gezeichnet sind, war etwa 80 Stunden alt. Er zeigt annähernd dieselben Breitenverhältnisse wie der von Textfig. 2. An seinem vorderen Abschnitt trägt er ein Paar deutliche Extremitätenanlagen. Diese

erheben sich nahe vor der Stelle, an welcher das stark verbreiterte Vorderende (Region der Gastrulation ohne Rinne, Textfig. 2) ziemlich unvermittelt in die schmale mittlere Partie (Region mit Gastrulafurche, Textfig. 2) übergeht. Der Lage nach halte ich diese Anlagen für die der Antennen. Da aber auf Stadien mit zwei Paar Gliedmaßenanlagen das zweite Paar stärker entwickelt ist, und da ich genaue Vergleiche an Oberflächenbildern nicht angestellt habe, will ich die Möglichkeit nicht ausschließen, daß es sich um die Mandibeln handeln könne.

Fig. 7 stellt einen Querschnitt durch die vordere Region vor, an der Stelle, an der der »Gastrulakeil« beginnt. Die beiden Blätter (*ekt* und *ub*) sind in ihren seitlichen Partien scharf gegeneinander abgegrenzt, in der Mitte hängen sie zusammen (*ent*). Vom Ektoderm aus ragen hier einige Zellen gegen das untere Blatt vor (*stom*), welche den Zusammenhang zwischen beiden Blättern vermitteln, sich aber durch ihre dunkle Färbung und gedrängte Lagerung als Abkömmlinge des Ektoderms erweisen. Einen Schnitt weiter vorn ragen die Zellen dieser Gruppe noch stärker vor. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Blättern ist auch hier nicht vorhanden. Das untere Blatt bildet hier in der Mitte eine bedeutend dünnere Lage als auf dem Schnitt von Fig. 7. Ich will gleich erwähnen, daß die vorragenden Ektodermzellen die Stelle bezeichnen, an der sich das Stomodäum als Ektodermeinstülpung anlegt. — Dann folgen, immer in der Richtung nach vorn, mehrere Schnitte, auf denen sich die Vorwölbung des Ektoderms allmählich verliert und die beiden Blätter sich auch in der Mitte immer deutlicher gegeneinander abgrenzen. Dabei bildet hier das untere Blatt eine immer dünnere Lage, während seine seitlichen Partien stark entwickelt sind, entsprechend dem Befunde auf dem Stadium der Textfig. 2. Die seitlichen Partien des unteren Blattes breiten sich an den Innenwänden der Kopflappen aus und bilden hier das »Kopfmesoderm«.

Ich verfolge nunmehr das Verhalten der Keimblätter hinter der Stelle, welche durch die vorragenden Ektodermzellen als Ursprungsstelle des Stomodäums gekennzeichnet war. Auf dem Schnitt von Fig. 8, dem nächsten hinter dem von Fig. 7, sind an den Seiten die Blätter wie bisher gegeneinander abgegrenzt, während in der Mitte Übergänge vorhanden sind. Das Ektoderm ragt hier median nur mit wenigen Zellen gegen das untere Blatt vor, der mittlere Teil des unteren Blattes ist stärker entwickelt und weiter in den Dotter vorgeschoben als bei Fig. 7. Zwei Schnitte weiter hinten

(Fig. 9) sind die Blätter überall durch eine deutliche Grenze voneinander getrennt. Am Ektoderm ist ventral auf jeder Seite eine Vorwölbung bemerkbar, die Basis der oben genannten Gliedmaßenanlagen. Das untere Blatt ist in der Mitte flacher geworden. Einige blasige Zellen ragen hier vom unteren Blatte aus in den Dotter vor. Zwei Schnitte weiter hinten beginnt der Übergang der verbreiterten vorderen Region des Embryo in die schmale mittlere. Die Trennung der Keimblätter ist hier überall vollzogen.

Der Gastrulakeil in der vorderen Region ist bei dem geschilderten Präparate auf neun Querschnitten zu je 10 μ getroffen. Er ragt nirgends mehr so weit in den Dotter vor, wie das beim vorher geschilderten Stadium in der Region von Textfig. 2*b* der Fall war (man vergleiche diese mit Fig. 8). Wenn man die Seitenpartien des unteren Blattes auf diesen beiden Figuren vergleicht, bemerkt man eine bedeutend stärkere Entwicklung ihres Zellenmaterials auf Fig. 8. Die Abnahme des mittleren Teils ist aber wohl nicht allein auf diese Zunahme an den Seiten zurückzuführen. Auf den meisten Querschnitten hinter dem von Fig. 9, soweit sie noch den Gastrulakeil getroffen haben, sieht man Reihen von blasigen Zellen, welche sich von der mittleren Partie des unteren Blattes aus in den Dotter hinein erstrecken; andere blasige Zellen liegen, ohne Zusammenhang mit dem unteren Blatte, zerstreut zwischen den Dotterschollen. Man wird an eine Loslösung von Zellen aus dem Verbande des unteren Blattes denken müssen, wie sie Schwartze für die »vordere Mesodermanhäufung« von *Lasiocampa* angegeben hat. Diese Loslösung würde, den eben beschriebenen Bildern nach, in der hinteren Partie der Anhäufung beginnen.

Querschnittserien von Embryonen im Alter von etwa 80 bis 88 Stunden lassen eine zunehmende Auflockerung des Zellmaterials des Gastrulakeiles erkennen. An seinem Vorderende, an der Stelle, an der im eben beschriebenen Stadium die beiden Blätter median zusammenhingen, erscheint auf diesen Präparaten in der Mitte eine deutliche dorsal gerichtete Einsenkung des Ektoderms. Da ich die Ektodermeinsenkung als Anlage des Vorderdarms, als das Stomodäum, deute, will ich sie von vornherein mit diesem Namen bezeichnen.

Die Querschnittserie, welcher Fig. 10 bis Fig. 13 entnommen ist, stammt von einem Embryo im Alter von ungefähr 88 Stunden. Die vordere Region dieses Embryo hat, im Vergleich mit der am Embryo von 80 Stunden, an Breite beträchtlich zugenommen; zugleich aber ist sie auf weniger Querschnitten getroffen und erscheint daher

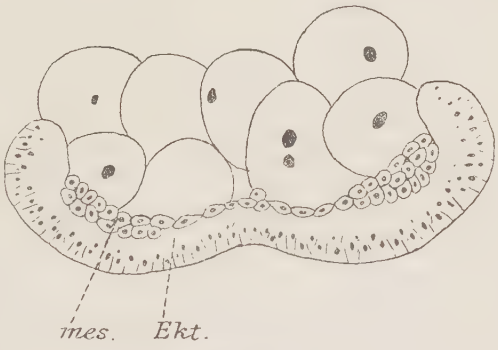
kürzer. Diese Verkürzung beträfe hauptsächlich die Strecke vom Vorderende der Kopflappen an bis zu dem des Gastrulakeiles. Auf Grund von Vergleichen an Längsschnitten bin ich der Ansicht, daß es sich dabei nicht oder nur zum geringen Teil um eine tatsächliche Abnahme an Länge handelt; die Erscheinung beruht vielmehr auf der stärkeren Einkrümmung der Kopflappen auf diesem Stadium. Hinter der äußeren Mündung des Stomodäums, einem schmalen Querspalt, wird ein weiterer Unterschied bemerkbar: Zwei längs verlaufende, nach hinten divergierende Ektodermfurchen, welche bis zu der Stelle reichen, an der die verbreiterte vordere in die schmälere Mittelregion übergeht, grenzen auf der Ventralfläche einen mittleren Abschnitt gegen zwei seitliche ab. Diese Furchen waren schon auf dem zuvor beschriebenen Stadium am Hinterende der Kopfregion angedeutet (Fig. 9), jederseits neben der Ansatzstelle der zuerst angelegten Extremität. Ich halte diese Gebilde für identisch mit der »Kopffalte«, welche Escherich am Muscidenembryo beschrieben hat. Der Embryo von 88 Stunden hat in der Kopfregion zwei Paare Extremitätenanlagen, von denen das hintere stärker entwickelt ist.

Der Schnitt Fig. 10 hat die Gegend der Stomodäummündung (*stom*) getroffen und läßt das Lumen dieser Ektodermeinstülpung als einen Spalt erscheinen, dessen zellige Umrahmung beiderseits stark in die Breite ausgezogen ist. An der Dorsalseite ist das Ektoderm des Stomodäums gegen das lockere, blasige Zellmaterial des unteren Blattes deutlich abgegrenzt, an den beiden seitlichen Ecken dagegen sind die Zellen des unteren Blattes dem Ektoderm so dicht angelagert, daß nur mehr auf Grund histologischer Unterschiede eine Grenze zwischen beiden Blättern gezogen werden kann. Das Zellmaterial an den Ecken des Stomodäums geht ohne Grenze in die seitlichen Partien (*mes*) des unteren Blattes über. (Die Trennungsstelle auf der linken Seite vom Beschauer aus ist künstlich verursacht.) Diese seitlichen Partien sind, wie es auf dem Stadium von 80 Stunden der Fall war, deutlich vom Ektoderm getrennt. Auf dem nächsten Schnitt in der Richtung nach hinten (Fig. 11) sind das Stomodäum und das ventrale Ektoderm nur mehr durch wenige Zellen verbunden. Die mittlere Partie des ventralen Ektoderms wölbt sich nach der ventralen Seite zurück. Die zurückgewölbte Partie wird von zwei seichten Einsenkungen des Ektoderms begrenzt, der ersten Andeutung der oben besprochenen Längsfurchen. Vom Lumen des Stomodäums ist nur mehr ein schmaler Spalt sichtbar. An der zelligen Umrahmung dieses Spaltes kann man wieder zwei Schichten unterscheiden: Eine

innere dicht gelagerte, mit ektodermalem Charakter, und eine äußere, welche aus helleren, lockerer gefügten, größtenteils blasigen Zellen besteht und somit als Bestandteil des unteren Blattes zu betrachten ist. An der dorsalen Wand des Stomodäums sind die beiden Blätter wie bei dem zuletzt beschriebenen Schnitte voneinander getrennt, während sie an den Seiten innig zusammenhängen. Von der dicht gelagerten Ektodermschicht bis zu den blasigen Zellen sind hier alle Übergänge vorhanden. Ich habe den Zellen, welche nicht ausgesprochen den Charakter des unteren Blattes tragen, die Farbe des Ektoderms gegeben. — An das Zellmaterial an den Seiten des Stomodäums schließen sich wieder die seitlichen Zellpartien des unteren Blattes (*mes*) ohne Unterbrechung an.

Einen Schnitt weiter hinten (Fig. 12) ist die von den Seitenfurchen begrenzte mittlere Partie des ventralen Ektoderms breiter, die Seitenfurchen sind tiefer. Das Lumen des Stomodäums ist hier nicht mehr sichtbar. An seiner Stelle sieht man eine (dunkel angegebene) Gruppe dicht gelagerter Zellen, welche nach allen Seiten hin, auch ventral, in Zellmassen vom histologischen Charakter des unteren Blattes übergeht. Ich deute die mittlere Zellgruppe als Ektoderm der hinteren Wandung des Stomodäums. Die Zellmasse des unteren Blattes, welche mit dieser Wandung zusammenhängt, ist dorsal am schwächsten entwickelt; ventral geht sie deutlich in die mittlere Partie des Ektoderms der Bauchwand über; nach den Seiten ragt sie beträchtlich vor. Sie ist aber hier, im Gegensatz zu ihrem Verhalten auf den beiden eben geschilderten Schnittfiguren, sowie auf den Figg. 7—9, von den weiter seitlich gelagerten Partien des unteren Blattes (*mes*) durch eine kleine Lücke getrennt. Auf dem Schnitte hinter dem von Fig. 12 ist vom Stomodäum nichts mehr zu bemerken. Das Ektoderm der Bauchwand geht wieder median in die mittlere Partie des unteren Blattes über. Diese besteht aus einer locker zusammengefügten Anhäufung von blasigen Zellen, von denen die am weitesten dorsal gelagerten in regellosen Gruppen in den Dotter vorgeschoben sind. Wenn man diesen Schnitt mit dem der Fig. 12 zur Deckung bringt, so bemerkt man, daß die Zellen der Anhäufung des unteren Blattes einen Teil der als Ektoderm der hinteren Stomodäumwand gekennzeichneten Zellmasse der Fig. 12 nicht bedecken. Es kommen somit einige Zellen der ektodermalen hinteren Stomodäumwand direkt mit dem Dotter in Berührung. — Einen Schnitt weiter hinten (Fig. 13) hat der mittlere Abschnitt des ventralen Ektoderms abermals an Breite zugenommen, die Seitenfurchen

haben sich wieder vertieft. Das Ektoderm hängt median mit dem unteren Blatte nur an einer schmalen Stelle und undeutlich zusammen. Die Anhäufung des unteren Blattes (*ent*) ist flacher geworden. Sie läuft dorsal in der Mitte in eine Anzahl runder und lang gestreckter blasiger Zellen aus, welche sich, locker aneinander gereiht, weit in den Dotter hineinerstrecken. Diese Zellen fallen zum Teil durch besondere Größe und durch ihren Reichtum an Dotter auf. Den Seitenteilen des Ektoderms sind wenige Zellen (*mes*) angelagert, welche hier die mehrfach erwähnten »seitlichen Partien« des unteren Blattes vertreten. Diese Zellen sind vom Ektoderm sowohl als von der mittleren Partie des unteren Blattes deutlich getrennt. — Auf dem nächsten Schnitte ist der Zusammenhang zwischen beiden Blättern noch immer vorhanden. Das untere Blatt ist in der Mitte auf eine dünne Lage von Zellen reduziert, seine seitlichen Partien sind dagegen etwas stärker entwickelt. Außerdem sind eine Menge blasiger Zellen regellos zwischen den Dotterzellen im Dotter verteilt. — Ein ähnliches Bild bietet der nächste Schnitt, nur haben hier die seitlichen Partien des unteren Blattes wieder an Masse zugenommen. — Einen Schnitt weiter hinten beginnt der Übergang der verbreiterten vorderen Partie des Keimstreifs in die dahinter gelegene schmalere Region. Auf diesen und den folgenden Schnitten sind die Keimblätter deutlich voneinander getrennt. Die beiden seitlichen Partien des unteren Blattes sind in der Mitte durch eine einschichtige Lage von Zellen verbunden (Textfig. 3). Hier zeigt also das untere Blatt bereits das Verhalten, welches für die mittlere Region des Embryo auf diesem Stadium charakteristisch ist: das untere Blatt ist hier im Begriff in der oben geschilderten Weise die Mediane zu verlassen und nach den Seiten vorzudringen. Auf den meisten von diesen Schnitten sieht man noch reichlich blasige Zellen, einzeln und in Gruppen, im Dotter liegen. Weiter hinten treten sie nur mehr vereinzelt und in geringer Anzahl auf. — In der mittleren Region



Textfig. 3.

des Embryo sind Ektoderm und unteres Blatt deutlich voneinander getrennt. Am Hinterende ist ihr Zusammenhang noch eine Strecke weit gewahrt. Der Zusammenhang wird hier nur mehr durch wenige mediane Zellen gebildet.

Da man, der allgemeinen Anschauung gemäß erwarten muß, daß sich das Mitteldarmepithel zuerst im Zusammenhang mit dem am inneren Ende des Stomodäums angehäuften Zellmaterial entwickeln wird, so dürfte es von Wichtigkeit sein, die Resultate zusammenzufassen, welche die eben beschriebene Schnittserie in bezug auf das Verhalten der beiden Blätter an dieser Stelle ergibt. Danach hat die Auflockerung im Zellmaterial des Gastrulakeiles weitere Fortschritte gemacht; in seinem hinteren Abschnitte hat sich der Gastrulakeil zum größten Teil in Zellengruppen und einzelne blasige Zellen aufgelöst, welche zwischen den Dotterzellen zerstreut liegen oder im Begriffe sind in den Dotter vorzudringen. Das Stomodäum aber ist ventral, dorsal und auf beiden Seiten von Zellen des unteren Blattes umgeben, nur an seinem inneren blinden Ende kommen einige median gelegene Ektodermzellen direkt mit dem Dotter in Berührung. An seiner Dorsalseite sind die Blätter auf der längsten Strecke getrennt, lateral dagegen, besonders deutlich in der Gegend des inneren Endes, besteht die feste Verwachsung zwischen Ektoderm und unterem Blatte fort, welche schon auf dem Stadium von 80 Stunden in der entsprechenden Region, nämlich am vorderen Teile des Gastrulakeiles, zu bemerken war. — Eigenartig erscheint der Übergang des unteren Blattes der vorderen Region in das der mittleren. Während in der Gegend des Stomodäums die seitlichen Partien des unteren Blattes im Vergleich mit der mittleren schwach entwickelt sind, nehmen sie, je weiter man sie nach hinten verfolgt, desto mehr an Masse zu und zwar auf Kosten der mittleren Partie, welche immer mehr abnimmt und schließlich nicht mehr als gesonderte Zellgruppe zu unterscheiden ist. — Wo die mittlere Partie an Masse überwiegt, hängt das untere Blatt noch mit dem Ektoderm zusammen. Weiter hinten, wo die seitlichen stärker entwickelt sind, ist dieser Zusammenhang verloren gegangen.

Ich will hier noch eine Erscheinung erwähnen, welche zwar an der soeben geschilderten Schnittserie fehlt, an zwei andern von wenig älteren Embryonen stammenden dagegen deutlich zu erkennen ist. Hier folgen nämlich im Verlaufe der vorderen Region, nach dem weiter vorn schon eine Reihe von Schnitten nach dem Typus von Textfig. 3 aufgetreten ist, wieder solche, auf denen in der Mitte

eine in den Dotter vorragende Masse von aufgelockertem blasigem Zellmaterial erscheint. In der Umgebung dieser Zellmasse sind blasige Zellen in beträchtlicher Anzahl im Dotter verteilt. Im einen Falle ist der Zusammenhang der mittleren Partie des unteren Blattes mit dem Ektoderm noch vorhanden, im andern sind die Blätter getrennt. Die beschriebene Stelle ist im ersten Falle von drei, im andern von sechs Schnitten zu je 10 μ getroffen; sie liegt in beiden Fällen nahe vor der vorderen Krümmung des Embryo, also auf der Strecke, wo früher die Bildung des unteren Blattes »vom Boden einer Rinne aus« stattfand. Heymons und Lécaillon (Chrysomeliden) haben bei ihren Objekten eine Bildung von Wanderzellen (»Blutzellen«) in der ganzen Länge des Embryo vorgefunden, Schwartze gibt für *Lasiocampa* an, daß hier die Auswanderung »beschränkt ist auf diejenige Stelle des Embryo, an der sich die Ektodermrinne vorn zuletzt schließt,« auf die »vordere Mesodermanhäufung«. Bei *Endromis* kommt, dem Gesagten zufolge, auch an einer weiter hinten gelegenen Stelle eine Bildung und Ablösung von blasigen Zellen vor, so daß dieses Objekt zwischen den genannten Typen die Mitte hält, falls die Beobachtungen sämtlicher Autoren zutreffen.

Auf Querschnittserien durch Embryonen, welche einige Stunden älter sind als der zuletzt beschriebene, nimmt man in der vorderen Region folgende Veränderungen wahr: Die ganze Region nimmt weiter an Breite zu. Das Stomodäum plattet sich auffallend dorsoventral ab. Das Zellmaterial der hinteren Partie des Gastrulakeiles wird immer mehr aufgelockert und nimmt beständig an Masse ab. Blasige Zellen, einzeln und in Gruppen, treten immer weiter hinten im Dotter auf. Dabei bleibt der Zusammenhang zwischen den beiden Blättern auf den nächsten Schnitten hinter dem Stomodäum gewahrt und der hinteren Wandung des Stomodäums bleibt, besonders dicht an den Seiten, eine Masse blasiger Zellen angelagert. Schnitte durch das blinde innere Ende des Stomodäums ergeben wieder, wie bei dem Stadium von 88 Stunden, einen innigen Zusammenhang zwischen seinem Zellmaterial und den anliegenden Zellen des unteren Blattes, während die dem Stomodäum dorsal angelagerte Zellmasse stark aufgelockert ist. Reihen von Zellen ragen von ihr aus in den Dotter hinein, und blasige Zellen liegen in ihrer Nähe im Dotter zerstreut. — Häufig sieht man auf diesen Stadien Übergänge von Zellen des unteren Blattes zu Dotterzellen. Die meisten dieser Übergangszellen trifft man an der Grenze des seitlich dem Stomodäum anhaftenden Zellmaterials gegen den Dotter und im Dotter selbst an

Stellen, wo ihm blasige Zellen in größerer Anzahl eingelagert sind. Zwischen dem Zellmaterial, welches ursprünglich dem Gastrulakeil angehörte, und dem des Dotters besteht also ein inniger Zusammenhang. — Diese Erscheinung soll unten eingehend erörtert werden. — Von wesentlichen Veränderungen, welche sonst auf diesen Stadien, im Vergleich mit dem Embryo von 88 Stunden zu bemerken sind, erwähne ich das Auftreten von Extremitätenanlagen am Thorax und von Neuroblasten im Ektoderm. Am Hinterende ist noch immer eine schmale Übergangsstelle zwischen den Blättern vorhanden.

Der Embryo der Querschnittserie von Fig. 14 und Fig. 15, zu der ich nunmehr übergehe, hat das eben beschriebene Stadium der Organisation noch nicht überschritten, abgesehen von einigen wichtigen Veränderungen am Stomodäum. Auf allen Schnitten durch das Stomodäum fällt die bereits erwähnte dorso-ventrale Abplattung in allen seinen Teilen auf (vgl. Fig. 14). Die Zahl der Schnitte, welche das Stomodäum getroffen haben, ist mehr als doppelt so groß wie auf dem Stadium von 88 Stunden. Dieser Umstand ist nur zum Teil auf das Längenwachstum des Stomodäum zurückzuführen. Annähernd gleichaltrige Embryonen sind nämlich oft von ungleicher Größe. Der Embryo von 88 Stunden ist bedeutend kleiner als derjenige, von dem die hier beschriebene Serie stammt, und auch unter den weiter vorgeschrittenen Embryonen sind mehrere kleiner; auch diese älteren Embryonen haben ein kürzeres Stomodäum.

Auf den Schnitten, welche die Mündung des Stomodäums getroffen haben, läßt seine Wandung wieder deutlich zwei Schichten erkennen, von denen die innere, dunkler gefärbte in das Ektoderm, die äußere, an den Dotter grenzende, in das untere Blatt der benachbarten Teile des Keimstreifs übergeht. Die beiden Schichten sind, im Gegensatz zu dem Befunde auf dem Stadium von 88 Stunden, auf den vorderen Schnitten auch an den seitlichen Ecken des Stomodäums deutlich voneinander getrennt. — Auf den weiter hinten geführten Schnitten, welche die Mündung des Stomodäums nicht mehr getroffen haben, auf denen also das Stomodäum rings geschlossen ist, nimmt an seiner Dorsalseite das untere Blatt[1] immer mehr an Masse ab; auf den letzten Schnitten (Fig. 14) vor dem blinden Ende des Stomodäums wird seine dorsale Wandung so schmal,

[1] Ich habe in Fig. 14 und 15 nur eine Farbe angewandt, um den innigen Zusammenhang, der an manchen Stellen zwischen den Keimblättern besteht, möglichst naturgetreu wiederzugeben. Die seitwärts vom Stomodäum gelegenen Teile des Embryo sind auf Fig. 14 und 15 weggelassen.

daß die Zellen stellenweise in einer Reihe liegen; doch kommen überall, besonders nach den Seiten zu, blasige Zellen frei im Dotter oder im Zusammenhang mit der Stomodäumwandung vor. Man kann diese Reduktion des dorsalen Zellmaterials am Stomodäum wohl nicht auf das Längenwachstum des Stomodäumspaltes allein zurückführen, sondern muß gemäß den Befunden auf den vorher beschriebenen Stadien, die Annahme eines Zellverlustes durch Auswanderung herbeiziehen. — Ventral vom Stomodäum hat sich aus dem Zellmaterial des Gastrulakeiles eine gesonderte mittlere Gruppe (*sbs*) herausdifferenziert, welche auf den hinteren Schnitten den Zusammenhang mit dem Ektoderm des Stomodäums sowohl, als mit den mehr seitlich gelegenen Partien des unteren Blattes an den meisten Stellen verloren hat. Mit dem Ektoderm der Bauchwand dagegen hängt sie deutlich zusammen. An dieser Gruppe fällt die besondere Größe einiger Zellen auf. Manche darunter enthalten zwei oder mehrere Kerne. Bemerkenswert ist, daß diese Zellen Dottereinschlüsse enthalten: Es geht aus dieser Anlage der »Subösophagealkörper« hervor, dessen Zellen später dotterfrei sind. Heymons schreibt diesem Zellenkomplex exkretorische Funktion zu. Schwartze hat ihn von *Lasiocampa* beschrieben. — Die seitlichen Zellen am Stomodäum laufen in eigentümliche, langgestreckte Fortsätze aus, welche sich der ektodermalen Bauchdecke dicht anschmiegen. An weiter vorn gelegenen Schnitten sind diese Zellen stellenweise gegen die Ektodermzellen der Stomodäumwinkel abgegrenzt; weiter hinten hängt an den Seiten des Stomodäums das ganze Zellenmaterial zusammen (Fig. 14).

Auf Schnitten, welche so weit hinten geführt sind, daß sie das Lumen des Stomodäums nicht mehr treffen (Fig. 15), findet man folgende Zellgruppen: Eine mittlere, nach wie vor mit dem Ektoderm zusammenhängende (*sbs*), welche die Fortsetzung des Subösophagealkörpers bildet, und zwei seitliche (*mda*), welche durch eine Zellenbrücke miteinander verbunden sind. Wenn man diese Schnitte mit dem letzten Schnitt, welcher den Stomodäumspalt getroffen hat (Fig. 14) zur Deckung bringt, so deckt die Zellenbrücke den mittleren Teil des Stomodäumspaltes, die seitlichen Zellengruppen (Fig. 15 *mda*) kommen auf die Winkel des Stomodäumspaltes und auf die seitlichen Zellpartien am Stomodäum (Fig. 14) zu liegen. Das gesamte Zellmaterial ist blasig und enthält reichlich Dottereinschlüsse. — Die Fig. 15 stellt den zweiten Schnitt hinter dem Abschlusse des Stomodäums vor. Die Sonderung der Gruppen ist hier besonders deutlich.

Zusammenhänge zwischen ihnen sind aber hier, wie auf allen Schnitten, auf denen diese Gruppen erscheinen, vorhanden. Die lateralen Partien (*mda*) liegen dem ventralen Ektoderm dicht an; sie heften sich mit ihren seitlichen Zellen förmlich an das Ektoderm, so daß man kaum eine Grenze erkennen kann. Je weiter man diese lateralen Partien nach hinten verfolgt, desto mehr nehmen sie an Masse ab. Auf dem vierten Schnitte hinter dem Abschlusse des Stomodäums sind noch seitliche Zellen von ihnen sichtbar, während die mittlere Zellbrücke auf dem dritten Schnitte hinter ihm zum letzten Male erscheint.

Man hat in der dem Stomodäumgrunde angelagerten Zellmasse die vordere Mitteldarmanlage vor sich. Ihre lateralen Zellgruppen (*mda*) sind die Anlagen zweier, nach hinten verlaufender Zellstreifen, der beiden vorderen Darmdrüsenblattstreifen. Auf Grund der zuletzt behandelten Querschnittserien von *Endromis*, welche einen beständigen Zusammenhang zwischen den Keimblättern an den Seitenpartien der hinteren Stomodäumwandung, sowie eine Anhäufung von blasigem, dem Gastrulakeil entstammenden Zellmaterial unmittelbar hinter dem Stomodäum aufwiesen, bin ich der Ansicht, daß die vordere Mitteldarmanlage aus dem unteren Blatte der vorderen Gastrulationsstrecke hervorgegangen ist, und zwar aus dem Gastrulakeil.

Weiter hinten haben sich die Verhältnisse im Vergleich mit den zuletzt besprochenen Stadien wenig verändert. Die mediane Zellpartie des unteren Blattes, in welche sich die Anlage des Subösophagealkörpers fortsetzt, nimmt nach hinten zu von Schnitt zu Schnitt an Masse ab, verliert ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm und schwindet schließlich ganz. — Weiter hinten wird auf einer Reihe von Schnitten das untere Blatt an der Innenfläche des Keimstreifs nur von wenigen Zellen gebildet. Diese sind regellos verteilt und können nicht als Bestandteile von bestimmten Gruppen des unteren Blattes aufgefasst werden. Dann erst beginnt die Strecke mit dem Typus von Textfig. 3, mit der für die mittlere Region des Keimstreifs charakteristischen Anordnung des unteren Blattes. Auf der Übergangsstrecke von der vorderen in die mittlere Region hat sich also hier, im Gegensatz zu dem Befunde am Embryo von 88 Stunden eine Lücke im Verlaufe des unteren Blattes herausgebildet. Die Ursache dieser Erscheinung ist, meiner Ansicht nach, die fortgesetzte Loslösung von Zellen des unteren Blattes, welche in den Dotter ausgewandert sind.

In Fig. 16 und Fig. 17 sind zwei Schnitte abgebildet, welche das Vorderende eines Embryo annähernd sagittal getroffen haben. Das Alter des Embryo betrug etwa 96 Stunden. Seine Entwicklung steht ungefähr auf der gleichen Stufe wie die des Embryo der zuletzt beschriebenen Querschnittserie. Der Schnitt von Fig. 16 ist näher an der Mediane, der von Fig. 17 weiter seitlich geführt. Beide Schnitte haben das Stomodäum (*stom*) getroffen. An dieser Einstülpung läßt sich, wie bei den Querschnittserien, eine dicht gelagerte, dunkler gefärbte Schicht unterscheiden, welche vom Ektoderm aus eingestülpt ist, und eine lockerer gefügte, helle, welche in das untere Blatt der benachbarten Partien übergeht und von dem als Gastrulakeil bezeichneten Teil des unteren Blattes abstammt. Bei Fig. 16 also mehr der Medianebene genähert, ist das untere Blatt dem Stomodäum dorsal und ventral angelagert, bei Fig. 17 ist es auch an seinem blinden inneren Ende gut entwickelt. Im ersteren Falle grenzen also wieder einige Zellen des Ektoderms der hinteren Stomodäumwand direkt an den Dotter, wie das an der Querschnittserie der Fig. 12 zu bemerken war. In Fig. 16 sind die Blätter dorsal und ventral am Stomodäum eine Strecke weit deutlich voneinander getrennt, was ihrem Verhalten in der Mediane bei der zuletzt beschriebenen Querschnittserie entspricht; bei dem seitlichen Schnitt Fig. 17 dagegen ist ventral und am inneren Ende ein inniger Zusammenhang vorhanden. Die ektodermale Wand des Stomodäums geht hier in eine umfangreiche Gruppe von Zellen des unteren Blattes (*mda*) über. Ich deute diese Zellgruppe (*mda*) als einen Teil des einen von den beiden oben geschilderten »Mitteldarmstreifen«. Die Zellgruppe läßt sich, auf weiter seitlich geführten Schnitten, auf denen bald das Lumen des Stomodäums verschwindet, seitwärts bis an das ventrale Ektoderm verfolgen. Dort endigt sie mit einigen langgestreckten Zellen, wie es den bei der zuletzt beschriebenen Querschnittserie vorgefundenen Verhältnissen entspricht.

Auf beiden Figuren sind noch weitere Abkömmlinge des unteren Blattes zu bemerken, nämlich eine große Anzahl blasiger Zellen, deren Ablösung vom Gastrulakeil bereits besprochen worden ist. Der Vorgang der Ablösung ist durch Reihen von Zellen angedeutet, welche einerseits in den Dotter hineinragen, andrerseits mit dem blinden Ende des Stomodäums oder mit dem hinter dem Stomodäum gelegenen unteren Blatt zusammenhängen (vgl. auch Fig. 13). Andre liegen gruppenweise tiefer im Dotter.

Eine bereits mehrfach erwähnte wichtige Erscheinung möchte

ich hier näher besprechen, nämlich die Übergänge zwischen dem unteren Blatte des Stomodäums und den Dotterzellen in seiner Umgebung. Mit Hilfe stärkerer Vergrößerungen bemerkt man, daß alle Zellen, welche das Stomodäum umgeben, Dottereinschlüsse enthalten (vgl. Fig. 14 und 15). Die blasigen Zellen haben dabei den Vorzug vor den kompakten, und unter den ersteren sind diejenigen am reichlichsten mit Dotter versehen, welche am innigsten mit Dotterzellen in Berührung kommen, vor allem also die, welche vom Keimstreif losgelöst im Dotter liegen. Die Zellen erreichen dort mit der zunehmenden Anhäufung von Dotter in ihrem Plasma immer bedeutendere Größe. Einzelne von ihnen gleichen vollkommen den Übergangszellen zwischen Dotterzellen und Zellen des Keimstreifs, wie ich sie für frühere Stadien von *Zygaena* beschrieben habe. — Ein typisches Bild gibt Fig. 16 wieder. Vom unteren Blatte am inneren Ende des Stomodäums erstreckt sich hier eine Reihe blasiger Zellen in den Dotter einer Dotterzelle (*dz*) hinein. Im Inneren der Dotterzelle bemerkt man eine dichtgelagerte Gruppe von Zellen, in denen Kerne auf allen Übergangsstadien von runden, gleichmäßig dunkel gefärbten, wie man sie in den blasigen Zellen antrifft, bis zu typischen Dotterkernen mit scharf umgrenzten, unregelmäßig verteilten Chromatinstückchen.

Schon Tichomiroff hat bei Lepidopteren solche Übergangszellen im Inneren von Dotterzellen gefunden. Er spricht die Ansicht aus, daß sich in solchen Fällen Dotterzellen in darmbildende Zellen verwandeln. In dem Falle, den Fig. 16 veranschaulichen soll, handelt es sich, meiner Meinung nach, zum Teil um blasige Zellen, welche aus dem Keimstreif ausgewandert und in die Dotterzelle eingedrungen sind, um sich hier an der Verflüssigung des Dotters zu beteiligen. Daß dabei, eben mit Hilfe dieser Tätigkeit der blasigen Zellen, Kerne und Plasma aus der Dotterzelle frei werden, halte ich für höchstwahrscheinlich. Es läge das auch mehr in der Tendenz der Entwicklung, als die Annahme, daß die Kerne der blasigen Zellen zu »echten« Dotterkernen werden und schließlich degenerieren sollten, wie dies neuerdings für die gesamten Dotterkerne bei den Pterygoten angenommen wird. Bei der Schilderung der weiteren Entwicklung der Mitteldarmanlagen soll diese Frage näher erörtert werden.

Die weiteren Veränderungen im Verhalten der beiden Blätter in der vorderen Region bis zu der Zeit, in der die Anlagen des Darmdrüsenblattes mit denen des Darmfaserblattes in Verbindung treten, sind folgende: Die Mitteldarmstreifen wachsen, der Innenfläche der

Bauchdecke dicht anliegend, immer weiter nach hinten aus, während die mediane Zellschicht am inneren Ende des Stomodäums immer dünner wird. Schließlich grenzt das Stomodäum an seinem inneren Ende (»vordere Grenzlamelle« SCHWARTZES) mit einer einzigen dünnen Zellschicht an den Dotter.

Die seitlichen Teile des Stomodäums grenzen sich gegen das untere Blatt immer mehr ab. Die Trennung der Keimblätter schreitet von vorn nach hinten zu vor. Es bleibt schließlich nur an der Basis der Mitteldarmstreifen eine Stelle des Überganges zwischen Ektoderm und Entoderm bestehen. Ich habe diesen Übergang auf den spätesten Stadien, welche mir zu Gebote standen, noch gefunden.

Der beständige Zusammenhang zwischen Ektoderm und Entoderm an dieser Stelle ist wohl für SCHWARTZE ein Anlaß gewesen, die Mitteldarmstreifen von dem Ektoderm des Stomodäums herzuleiten. Dazu kommt der Umstand, daß bei *Lasiocampa*, nach SCHWARTZES Angaben, die Auswanderung der »Blutzellen« auf dem Stadium, auf dem sich das Stomodäum anlegt, bereits beendigt, die »vordere Mesodermanhäufung« (Gastrulakeil) abgeflacht ist. Der genetische Zusammenhang zwischen dem Gastrulakeil und der Mitteldarmanlage am blinden Ende des Stomodäums ist infolgedessen bei *Lasiocampa* schwerer zu erkennen als bei *Endromis*. —

Das untere Blatt nimmt in der hinter dem Stomodäum gelegenen Region allmählich wieder an Masse zu und breitet sich überall seitlich aus. Ob dies durch Vorrücken des unteren Blattes von hinten her, oder lediglich durch starke Vermehrung der wenigen, vom Gastrulakeil herstammenden Zellen an Ort und Stelle geschieht, habe ich an den mir zu Gebote stehenden Stadien nicht genauer verfolgen können.

Die Zellen, aus welchen die Mitteldarmstreifen in der vorderen Region bestehen, werden allmählich kleiner und schließen sich dichter zusammen; ihr Dottergehalt nimmt bedeutend ab[1].

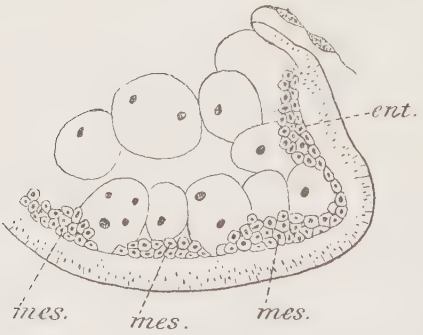
Über die Entwicklung der Mesodermstreifen, aus denen das Darmfaserblatt hervorgeht, herrschen keine wesentlichen Meinungsverschiedenheiten. Sie entstehen aus der dorsalen Wand der Ursegmente. Diese letzteren gelangen auf der Strecke, welche früher der Gastrulakeil eingenommen hat, nicht zur Ausbildung; daher reichen

[1] Bei *Zygaena* tragen die Mitteldarmstreifen, im Gegensatz zu *Endromis*, von Anfang an epithelialen Charakter. Dadurch wird die Beurteilung ihrer Herkunft bei diesem Objekte erschwert. Der gleiche Fall liegt, nach SCHWARTZES Abbildungen, bei *Lasiocampa* vor.

auch die Darmfaserblattstreifen nicht bis in diese Region hinein. Die Darmdrüsenblattstreifen müssen somit ein Stück weit nach hinten wachsen, bis sie die Darmfaserblattstreifen erreichen. Fig. 19, welche diese Verhältnisse veranschaulichen soll, gibt einen etwas schräg geführten Querschnitt durch die vordere Region eines Embryo wieder, der um einige Stunden älter ist, als der von Fig. 16 und 17. Man sieht hier die Mitteldarmstreifen (*mda*) zu beiden Seiten dem Ektoderm unmittelbar anliegen; in der Mitte wird das untere Blatt von blasigen Zellen gebildet, welche zerstreut an der Innenfläche des Ektoderms liegen. Es sind dies Zellen, welche nach Ablösung des größten Teiles des Gastrulakeiles an dieser Stelle übrig geblieben sind. Infolge der Ablenkung des Schnittes nach der Sagittalebene zu ist der - - vom Beschauer aus — rechts gelegene Darmdrüsenblattstreifen etwas weiter hinten getroffen als der linke. Der rechte erscheint daher auch schwächer entwickelt. Der linke reicht mit einigen langgestreckten Zellen bis dicht an die median gelegenen blasigen Zellen heran. Ob die Mitteldarmstreifen von diesen Zellen aus einen Zuwachs erfahren, muß ich dahin gestellt lassen.

Bildung des Proktodäums und der hinteren Mitteldarmanlage.

Die Anlage des Proktodäums beginnt ungefähr 16 Stunden später als die des Stomodäums. Die bereits erwähnte Textfig. 4 (Medianschnitt) stammt aus einer Serie von Sagittalschnitten durch einen Embryo von etwa 96 Stunden. Auf der Figur ist nur die hintere Region wiedergegeben. Am Stomodäum sind in diesem Stadium die Mitteldarmstreifen schon angelegt (vgl. Figg. 16 und 17), am Hinterende hat sich die Trennung der Keimblätter erst vor kurzem vollzogen. Dieses Ende zeigt die oben erwähnte Einkrümmung nach innen. Das untere Blatt an der eingekrümmten Stelle steht mit dem der weiter nach vorn gelegenen Strecke des Keimstreifs in Verbindung und zeigt eine der oben beschriebenen segmentalen Anschwellungen (*ent*). — Der Hauptzweck der Abbildung besteht darin, zu zeigen, daß am Hinterende, im Gegensatz zu der Region, in der sich



Textfig. 4.

das Stomodäum bildet, die beiden Blätter vor dem Auftreten der Ektodermeinstülpung überall deutlich getrennt sind.

Die Sagittalschnitte Fig. 20 und Fig. 21 stammen von einem etwas älteren Embryo. Auf beiden ist wieder nur die hintere Region abgebildet. Der Schnitt Fig. 21 ist seitlich, der von Fig. 20 etwas weiter nach der Mitte zu geführt. Auf beiden hat sich am eingekrümmten Teil des Hinterendes eine umfangreiche Ektodermeinstülpung gebildet, das Proktodäum (*proct*). Auf dem mehr median geführten Schnitte Fig. 20 ist das Lumen des Proktodäums sichtbar, auf dem mehr seitlichen ist seine Wand flächenhaft getroffen. Auf Fig. 21 ist das untere Blatt weit stärker entwickelt als auf Fig. 20. Noch weiter nach der Mitte zu ist es auf eine dünne Lage von Zellen reduziert, die sogar stellenweise unterbrochen ist, so daß auch hier, wie beim Stomodäum, eine Anzahl median gelegener Ektodermzellen direkt an den Dotter grenzen. Diese Lücken im Verbande des unteren Blattes sind wohl die Ursache davon, daß eine genaue Scheidung zwischen dem Zellmaterial der beiden Blätter an solchen Stellen nicht immer möglich ist. Die dickere Lage des unteren Blattes auf den seitlichen Schnitten, die auf dem zuletzt beschriebenen Stadium nicht zu bemerken war, kommt sicherlich zum Teil auf Rechnung der mehr flächenhaften Richtung dieser Schnitte im Vergleich mit den median geführten. Diese Erscheinung hat aber meiner Meinung nach noch eine weitere Ursache: Es wurde bereits erwähnt, daß das untere Blatt nach der Trennung der Keimblätter von der Mediane nach den Seiten vordringt. Wenn eine solche Verlagerung am Proktodäum stattfindet, so wird auch hier auf den mittleren Schnitten vom unteren Blatt weniger zu sehen sein als auf den seitlichen.

Fig. 22 zeigt einen der Sagittalebene annähernd parallelen seitlichen Schnitt durch ein etwas älteres Proktodäum. Auch auf diesem Stadium sind die beiden Blätter am Proktodäum deutlich getrennt. Das untere Blatt ist im Vergleich mit dem des seitlichen Schnittes Fig. 21 ziemlich schwach entwickelt. Weiter medianwärts geführte Schnitte zeigen ähnliche Verhältnisse wie die Medianschnitte der zuletzt beschriebenen Schnittserie; auf weiter seitlich geführten nimmt man wahr, daß das untere Blatt an den Seiten des Proktodäums stark entwickelt ist, ein Verhalten, welches Querschnitte bestätigen.

Die gesamte Masse des unteren Blattes, welche auf Fig. 22 sichtbar ist, besteht aus zwei histologisch voneinander verschiedenen Zellengruppen: Eine von epithelialem Aussehen (*coel*), welche an die

ektodermale Bauchwand grenzt und den Winkel zwischen dieser und dem Proktodäum ausfüllt, und eine von mehr lockerem Gefüge, welche dem inneren Ende des Proktodäums angelagert ist. An der epithelialen Partie kann man drei Komplexe unterscheiden (*coel 1, 2, 3*), in deren jedem sich die Kerne in Reihen angeordnet haben, welche eine mittlere lichte Zone von größerem oder geringerem Umfang freilassen. Jeder dieser drei Zellkomplexe stellt die Anlage zu einem Cölomsäckchen dar. In der von Kernen freien Zone dieser Anlagen bilden sich später die Hohlräume der Cölomsäckchen aus. Die Cölomsäckchen reichen also nach hinten bis an das Proktodäum heran, im Gegensatz zu ihrem Verhalten in der vorderen Region, wo sie das Stomodäum nicht erreichen. — Die Zellpartie des unteren Blattes, von der an zweiter Stelle die Rede war, die dem inneren Proktodäumende angelagerte, aus lockeren Zellen bestehende Masse, ist ein Teil der hinteren Mitteldarmanlage. Auf dem hier abgebildeten Schnitte ist die Mitteldarmanlage auf der längsten Strecke gegen die Cölomsäckchen abgegrenzt; nur in der Richtung gegen den Winkel zwischen Proktodäum und Bauchwand zu geht sie in die benachbarte Partie des unteren Blattes über. Die wenigen Zellen, mit welchen die Mitteldarmanlage an die beiden mehr nach vorn gelegenen Cölome (*1, 2*) grenzt, gehören dem einen der beiden Mitteldarmstreifen (*mda*) an. Dieser Mitteldarmstreifen ist von sieben Längsschnitten zu je 10 μ getroffen. Ich rechne die hintere Mitteldarmanlage zum unteren Blatte, da die Zellgruppe, aus welcher sie hervorgeht, schon vor der Entstehung des Proktodäums vom Ektoderm getrennt ist und in die benachbarten Partien des unteren Blattes übergeht.

Eine Serie von Frontalschnitten durch das Proktodäum (Fig. 23), welche von einem etwas älteren Embryo stammt, zeigt noch deutlicher, daß der Zusammenhang der hinteren Mitteldarmanlage mit dem unteren Blatte, welches das Proktodäum umgibt, auch nach der Differenzierung der Cölomsäckchen erhalten bleibt. Die Mitteldarmstreifen (*mda*) haben hier an Länge, im Vergleich zu denen auf Fig. 22 bedeutend zugenommen. Sie hängen am inneren Ende des Proktodäums median mit einer Zellmasse zusammen, welche vom angrenzenden Ektoderm getrennt ist, in das seitlich am Proktodäum gelegene untere Blatt dagegen übergeht und selbst histologisch den Charakter des unteren Blattes trägt. Die mediane Zellmasse ist ein Teil der hinteren Mitteldarmanlage. Das Verhalten zu den Keimblättern, welches sich aus der vorstehenden Abbildung für diesen Teil ergibt, wird durch die übrigen Schnitte der Serie für die ganze Mitteldarmanlage bestätigt.

Im Ektoderm des Proktodäums auf Fig. 22 ist eine rundliche Öffnung (*vmp*) sichtbar, ein Durchschnitt durch das Lumen des einen von den beiden Vasa Malpighi. Dieses Getäß ist hier an seiner Ursprungsstelle aus dem Proktodäum getroffen. Am Embryo von Fig. 23 sind bereits zwei Paare Vasa Malpighi angelegt. Der Schnitt, welchen die Abbildung wiedergibt, hat ein Paar davon getroffen (*vmp*). Auf dem Durchschnitt erscheinen sie als zwei rundliche, deutlich vom Zellmaterial ihrer Umgebung getrennte Gruppen epithelialer Zellen an der Basis der Mitteldarmstreifen. Das links gelegene Gefäß zeigt ein Lumen; am rechts gelegenen ist keines sichtbar, da der Schnitt dieses Gefäß an seinem blinden Ende getroffen hat.

Weitere Entwicklung des Darmdrüsenblattes bis zur Begegnung der vorderen und hinteren Mitteldarmstreifen.

Wie ich bereits erwähnt habe, macht sich, zugleich mit dem Erscheinen der freien blasigen Zellen, in der vorderen Region des Embryo eine Veränderung in der Lagerung und Gestalt einzelner Dotterzellen bemerkbar. Während hier auf jüngeren Stadien in der Regel große unregelmäßig gestaltete Dotterzellen dicht aneinander und an den Keimstreif grenzten, nehmen vom Beginne der Auflockerung des unteren Blattes an solche von rundlicher Gestalt und meist geringerer Größe überhand. Zwischen diesen erscheinen weite Lücken, in welche sich mehr oder minder dotterhaltige blasige Zellen von verschiedener Größe einlagern. Auch im Innern der Dotterballen selbst findet man häufig blasige Zellen, deren Kerne in ihrer Struktur ursprünglichen Dotterkernen bisweilen nahe kommen.

Ich habe ferner erwähnt, daß sich die blasigen Zellen, welche vom Gastrulakeil herstammen, immer weiter nach hinten zu verbreiten. Fig. 24 soll über die Art und Weise dieser Verbreitung und über das Verhalten der blasigen Zellen zum Dotter orientieren, auf einem Stadium, auf dem ihre Auswanderung annähernd beendigt ist und auf dem die vorderen Mitteldarmstreifen eine kleine Strecke weit nach hinten ausgewachsen sind. Es handelt sich um einen Sagittalschnitt, der das Vorderende nahezu median getroffen hat und nach hinten zu etwas seitlich abweicht. Auf der Abbildung ist die vordere Hälfte des Schnittes wiedergegeben. Während präoral das untere Blatt reichlich vorhanden ist, ist es hinter dem Stomodäum (*stom*) infolge der oben beschriebenen Auswanderung der blasigen Zellen schwach entwickelt, abgesehen von einer Gruppe besonders großer Zellen, welche der ventralen Wand des Stomodäums

anliegen (*sbs*). Die Zellen gehören dem Subösophagealkörper an. Dieser Zellkomplex hat also hier den auf dem Stadium von Fig. 14 vorhandenen Kontakt mit der Bauchwand verloren und sich dafür dem Stomodäum dicht angeschmiegt. Von den losgelösten blasigen Zellen liegen einige nahe hinter dem inneren Ende des Stomodäums, andre in der mittleren Region des Dotters; die weitaus überwiegende Masse aber ist — wenn man einige größere Unterbrechungen nicht beachtet — in einem Bogen gelagert, welcher der Krümmung der Innenfläche des Keimstreifs nahezu konzentrisch ist. Dieses Verhalten der blasigen Zellen zur Innenfläche des Keimstreifs hängt damit zusammen, daß diese Zellen in eine erneute innige Beziehung zu ihr treten sollen, und zwar auf einer längeren Strecke als diejenige war, welche sie bei ihrer ursprünglichen Lagerung am Vorderende eingenommen hatten. Die meisten von den blasigen Zellen, welche in dem erwähnten Bogen angeordnet sind, liegen noch in der vorderen Region; in den Dotter, welchen die hintere Hälfte des Embryo umschließt, sind noch keine solchen Zellen vorgedrungen[1].

Die Zerklüftung, welche oben im Dotter in der Umgebung des Stomodäums bemerkbar war, hat auf diesem Stadium auf den größten Teil des Dotters übergegriffen. Dotterzellen, deren Dottermasse in Auflösung begriffen ist, trifft man am häufigsten an Stellen, wo besonders viele blasige Zellen vorhanden sind. Die Dotterzellen sind dann nicht mehr deutlich konturiert, Dotterplättchen und Dotterflüssigkeit sind zwischen die benachbarten blasigen Zellen eingedrungen (*ubg 1*); oft liegen auch hier wieder blasige Zellen im Innern der Dotterzellen. Zellen, welche zwischen blasigen und Dotterzellen in ihrem Aussehen die Mitte halten, findet man auch an Stellen, bis zu denen typische blasige Zellen noch nicht vorgedrungen sind (*ubg 2*). Ich folgere daraus, daß es sich in solchen Fällen um Dotterzellen handelt, welche

[1] Schon Hatschek hat diese »amöboiden« Zellen beobachtet. Er leitet sie von dem Gastrulakeil her, bezeichnet sie richtig als »Entodermzellen«, ohne indes auf ihre Beziehung zum Darmepithel hinzudeuten, und hebt ihre »Ähnlichkeit mit den später die ganze Leibeshöhle und das Herz erfüllenden Blutzellen« hervor. »Sie werden«, fügt er hinzu, »in größter Menge im vorderen Theil des Embryo ... gefunden, nach hinten werden sie immer spärlicher, kommen aber noch, dem Keimstreifen entlang, bis in die Gegend des Hinterdarmes vor«.

Schwartze rechnet die Wanderzellen irrtümlich zum Mesoderm und läßt aus ihnen lediglich Blutzellen werden. Wenn ich mich für ihre Teilnahme am Aufbau des Mitteldarmepithels ausspreche, so soll damit nicht geleugnet sein, daß ein Teil von ihnen zu Blutzellen werden kann; ich halte das, im Gegenteil, ihrem Aussehen nach für wahrscheinlich. — Die Stadien, deren man zur Entscheidung dieser Frage bedarf, standen mir nicht zur Verfügung.

unter Verlust ihres Dottergehaltes das Aussehen von blasigen Zellen annehmen.

Aus meinen Angaben über die Anlage des Proktodäums und der hinteren Mitteldarmstreifen geht hervor, daß am Hinterende keine Auswanderung einer größeren Anzahl von blasigen Zellen stattfindet; wohl aber trifft man vereinzelte blasige Zellen und Übergänge von solchen zu Dotterzellen in der Umgebung des Proktodäums (Fig. 22 *ubg*), bevor noch die Zellen, welche vom Gastrulakeil herstammen, sich bis in die hintere Region des Embryo verbreitet haben. Ich schließe daraus, daß auch am Hinterende eine Ablösung von Zellen aus dem Verbande des unteren Blattes, allerdings nur vereinzelt, vorkommt.

Die vorderen und hinteren Darmdrüsenblattstreifen wachsen auffallend langsam. Vom Auftreten der vorderen am Innenende des Stomodäums bis zu ihrer Begegnung mit den hinteren vergehen über 100 Stunden. Um diese Zeit sind die Mitteldarmstreifen in der mittleren Region des Embryo noch sehr dünn; auf Querschnitten sind meistens nur wenige ihrer Zellen getroffen, oft nur eine einzige. Mitosen sind zur Zeit des Erscheinens der Mitteldarmstreifen am Vorder- und Hinterende in ihren Zellen häufig zu beobachten; in der mittleren Region des Keimstreifs dagegen habe ich Teilungen in ihrem Zellmaterial niemals angetroffen. Dieser Umstand spricht dafür, daß die Zellen, welche das Mitteldarmepithel in der genannten Region bilden, nicht alle aus dem Zellmaterial der terminalen Mitteldarmanlagen hervorgegangen sein können; gegen diese letztere Auffassung über die Herkunft des gesamten Zellmaterials der Mitteldarmstreifen oder gar des ganzen Darmepithels ist ohnedies schon in der verhältnismäßig geringen Anzahl der Zellen, welche die terminalen Darmdrüsenblattanlagen bilden, ein Einwand gegeben.

Besonderes Interesse bietet in dieser Beziehung das Studium der histologischen Zusammensetzung der Mitteldarmstreifen in der mittleren Region des Embryo und ihres Verhaltens zu den im Dotter befindlichen Zellelementen. Fig. 25 stellt einen Querschnitt durch die mittlere Region eines Embryo vor, in dem sich die hinteren und die vorderen Mitteldarmstreifen nahezu erreicht haben. Sie liegen (*mda*) zu beiden Seiten den Anlagen des Darmfaserblattes (*dfb*) an. Im Innern des Embryo erblickt man die oben beschriebenen verschiedenartigen Zellelemente: Dotterzellen, blasige Zellen und Übergänge zwischen diesen beiden. Auch den Mitteldarmstreifen sind Zellen von verschiedenartigen Aussehen angelagert, welche miteinander

verglichen, Übergänge von den Zellen dieser Anlagen bis zu echten Dotterzellen bilden. Man könnte dem Bilde gemäß vermuten, entweder daß hier Mitteldarmzellen in Umwandlung zu Dotterzellen begriffen sind, oder daß sich Zellen aus dem Dotter den Mitteldarmstreifen anschließen. Die erste Annahme verliert wohl schon durch die eben angeführten Einwände jeder Berechtigung, die zweite gewinnt aus denselben Gründen an Wahrscheinlichkeit und wird außerdem noch durch folgende Beobachtungen gestützt: Erstens sind in den Dotterzellen, welche sich in der Nähe der Mitteldarmanlagen befinden, die oben erwähnten, allgemein als Amitosen gedeuteten Kernteilungsfiguren häufiger, als an anderen Stellen. — Auf früheren Stadien treten sie niemals in so großer Anzahl auf. Zweitens hat trotz dieser Teilungen die Zahl der echten Dotterkerne, im Vergleich mit früheren Stadien, merklich abgenommen. Einen Kernzerfall, auf den man diese Abnahme zurückführen könnte, habe ich, wie bereits gesagt, in den Dotterzellen nicht wahrnehmen können. Die dritte Beobachtung, welche ich für meine Anschauung von der Umwandlung von Zellen aus dem Dotter in darmbildende Zellen geltend machen möchte, ergibt sich, wenn man die Zahl und die histologische Beschaffenheit der Zellen, welche einen von den Mitteldarmstreifen zusammensetzen, auf mehreren, hintereinander geführten Querschnitten vergleicht. Dabei stellt sich heraus: 1) Die Mitteldarmstreifen verjüngen sich nicht gleichmäßig in der Richtung von ihrem terminalen Ursprung gegen die Mitte des Embryo zu, wie das bei einer Entwicklung ihres Zellmaterials lediglich aus der vorderen und hinteren Anlage heraus zu erwarten wäre. Es treten vielmehr in ihrem Verlaufe in der mittleren Region des Embryo unregelmäßig wechselnde An- und Abschwellungen auf, bisweilen sogar vollständige Unterbrechungen. So fand ich zum Beispiel an einem der beiden hinteren Mitteldarmstreifen, den ich auf Querschnitten in der Richtung von hinten nach vorn zu verfolgte, nachdem auf einem Schnitte in der mittleren Region nur mehr drei Zellen von ihm sichtbar waren, auf den weiteren Schnitten die folgende Anzahl:

2 Zellen,	0 Zellen,
2 -	3 -
1 -	3 -
0 -	1 -
1 -	1 -
1 -	0 -
1 -	

Damit war das vordere Ende des Mitteldarmstreifens erreicht. 2) Die histologische Beschaffenheit des gesamten auf den einzelnen Querschnitten durch die mittlere Region sichtbaren Zellmaterials der Mitteldarmstreifen ist an manchen Stellen von derjenigen der vorderen und hinteren Mitteldarmanlage durchaus verschieden. Diese Verschiedenheit ist um so bedeutender, je weniger Zellen von den Mitteldarmstreifen auf einem Querschnitte sichtbar sind. Die Zellen, aus denen die vordere und die hintere Mitteldarmanlage bestehen, tragen seit der Sonderung dieser Anlagen aus dem Verbande des unteren Blattes histologisch einen gleichartigen Charakter; in der mittleren Region dagegen wechseln im Zellenmaterial der Darmepithelstreifen kleine darmbildende Zellen (*mda* der Fig. 25) mit blasigen Zellen von verschiedener Größe ab. — Wo Unterbrechungen im Verlaufe der Darmepithelstreifen eintreten, sind den Darmfaserblattstreifen Dotterzellen von verschiedenem Umfange dicht angeschmiegt. Auf einem Querschnitte der vorstehenden Tabelle z. B., für den ich keine (0) Mitteldarmzellen angegeben habe, liegt an der genannten Stelle eine typische große Dotterzelle, deren Kern die Lage dicht am Rande des splanchnischen Streifens einnimmt, in welcher auf dem vorhergehenden und dem folgenden Schnitte kleine darmbildende Zellen angetroffen werden. Dieses Verhalten, welches ich mehrfach beobachtet habe, scheint mir besonders deutlich auf eine Umwandlung von echten Dotterzellen in Zellen des Mitteldarmepithels hinzuweisen.

Aus den angeführten Gründen bin ich der Ansicht, daß ein Teil des Zellmaterials, welches den Mitteldarm bildet, aus den im Dotter angehäuften Zellelementen hervorgeht, höchst wahrscheinlich sowohl aus blasigen Zellen, welche ursprünglich der vorderen Anhäufung des unteren Blattes angehörten, als aus echten Dotterzellen.

Die Umwachsung des Dotters durch die Mitteldarmstreifen habe ich bei *Endromis* nicht verfolgen können, da mir die nötigen Stadien nicht zu Gebote standen. Ich hoffe diese Lücke in einer Fortsetzung dieser Arbeit ausfüllen zu können. Es soll dabei wieder besonders das Verhalten der Dotterzellen zum Darmepithel berücksichtigt werden. Daß aus den geschilderten Zellstreifen tatsächlich das Darmepithel hervorgeht, davon habe ich mich an Präparaten von *Zygaena* und von *Sphinx pinastri* überzeugen können. Der Darm kommt hier entsprechend der allgemein verbreiteten Anschauung zuerst ventral, dann dorsal zum Verschluß.

Zusammenfassung.

Die Anschauungen, welche ich auf Grund vorliegender Studien über die Entstehung des Darmdrüsenblattes gewonnen habe, lassen sich dahin zusammenfassen:

1) Die vordere und die hintere Darmdrüsenblattanlage gehen aus Teilen des unteren Blattes hervor, welche bei der Einstülpung des Stomodäums und Proktodäums mit den blinden Enden dieser Darmteile in die Tiefe geschoben werden.

2) Die vordere Mitteldarmanlage differenziert sich aus einer durch einen Gastrulationsprozeß ohne Bildung einer Gastrularinne entstandenen Anhäufung des unteren Blattes in der vorderen Region des Embryo (Gastrulakeil).

3) Der größere Teil dieser Anhäufung löst sich in Gestalt dotterreicher, blasiger Zellen aus dem Verbande des unteren Blattes los und wandert in den Dotter aus. Diese blasigen Zellen beteiligen sich an der Resorption des Dotters. Schon vor ihrer Auswanderung bemerkt man Zellen, welche zwischen ihnen und ursprünglichen Dotterzellen die Mitte halten und vermutlich diesen beiden Zellarten ihren Ursprung verdanken. Später findet man in dem im Innern des Embryo gelegenen Dotter Dotterzellen, blasige Zellen und Übergänge zwischen diesen beiden Zellarten gemischt.

Die Darmdrüsenblattstreifen werden durch Zellen aus dieser Dottermasse verstärkt. Daran beteiligen sich höchst wahrscheinlich ursprüngliche Dotterzellen und Zellen, welche dem Gastrulakeil entstammen.

4) Eine frühzeitige strenge Trennung von Entoderm und Mesoderm läßt sich bei *Endromis* nicht durchführen. — Das untere Blatt der mittleren Region liefert zum weitaus größten Teil Material für das Mesoderm; in der Region des Gastrulakeiles wird vorwiegend Entoderm gebildet; das Massenverhältnis der beiden Blätter am Hinterende konnte ich nicht mit Sicherheit abschätzen.

Wo beide Blätter nebeneinander auftreten, sind sie in der bekannten charakteristischen Weise gelagert: Das Entoderm in der Mitte, das Mesoderm zu beiden Seiten. Eine Divertikelbildung kommt im unteren Blatte weder am Vorder- noch am Hinderende vor. Ich erblicke darin ein abgeleitetes Verhalten.

5) Im Verhalten des Entoderms zum Ektoderm macht sich ein Gegensatz zwischen vorderem und hinteren Ende geltend. Während am Hinterende Ektoderm und Entoderm frühzeitig getrennt sind,

bleibt am Vorderende der Zusammenhang zwischen diesen Blättern vom Beginn der Gastrulation an bis zur vorgeschrittenen Mitteldarmentwicklung bestehen, wenn er auch zuletzt auf eine verhältnismäßig kleine Strecke am innern Ende des Stomodäums beschränkt ist.

Mit theoretischen Erörterungen über die vorstehenden Ergebnisse will ich bis zur Beendigung weiterer Studien zur Entodermfrage zurückhalten.

Zum Schlusse möchte ich nicht versäumen Herrn Professor Dr. R. Hertwig für seine liebenswürdige Unterstützung bei der vorliegenden Arbeit meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

München, im September 1903.

Literaturverzeichnis.

Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von Dr. B. Vetter. Jena 1880.

Bobretzky, Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI. 1878.

Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX. 1870.

Bütschli, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von Musca. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.

Carrière u. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Nova Acta. Abh. Kais. Leop.-Carol. Bd. LXIX. 1897.

Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII. 1900.

Doflein, Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1896.

Dohrn, Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.

Escherich, Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Abh. der Kais. Leop.-Carol. Bd. LXXVII. 1900.

Flemming, Über Teilung und die Kernformen bei Leukocyten usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1891.

Graber, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVII. 1890.

Grassi, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. Vol. XVIII. 1884.

Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI. 1877.

Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. Jena 1889.

Heider, Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralbl. 1897.

Heider, Discussion zu »K. Escherich, Über die Keimblätterbildung bei den Musciden«. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1900.

O. u. R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Jena 1881.

Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.

Heymons, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abhandl. Akad. d. Wiss. Berlin. Anhang 1896.

Heymons, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1897.

Korotneff, Die Embryologie der Gryllotalpa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1888.

Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 2. Heft. Jena 1892.

Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Bd. XVI. 1871.

Kowalevsky, Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886.

Lécaillon, Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

Patten, The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.

Rabito, Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Palermo 1898.

Schwartze, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. 1899.

Tichomiroff, Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. Bd. II. 1879.

Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte von Bombyx mori. Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau 1882. (Russisch.)

Voeltzkow, Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

Voeltzkow, Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

Will, Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1883.

Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1888.

Witlaczil, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.

H. E. Ziegler, Die biologische Bedeutung der Amitose im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

am, Amnion;
bl, Blastoderm;
bm, Bauchmark;
coel, Cölom;
dfb, Darmfaserblatt;
dx, Dotterzellen;
ekt, Ektoderm;
ent, Entoderm;
kfl, Kopflappen;
mda, Anlage der Darmepithelstreifen;

mes, Mesoderm;
mub, unteres Blatt in der mittleren Region des Embryo;
proct, Proktodäum;
sbs, Subösophagealkörper;
ser, Serosa;
stom, Stomodäum;
tr, Tracheenanlage;
ub, unteres Blatt;
ubg, Übergangszelle; von Zellen des Keimstreifs oder von Wanderzellen zu typischen Dotterzellen;
vmp, Vas Malpighii;
vub, unteres Blatt der vorderen Region des Embryo;
x, Stelle, an der das untere Blatt von Anfang an schwach entwickelt ist.

(Tafel XII, XIII und Erklärung dazu sind im 2. Heft des 76. Bandes der Zeitschr. f. wiss. Zoologie enthalten.)

Curriculum vitae.

Friedrich Michael Schwangart wurde am 15. April 1874, als Sohn des Fabrikbesitzers Michael Schwangart und dessen Gattin Bertha, geb. Niggl, zu München geboren. Er besuchte die Elementarschule in München und in Amsterdam. Seine Gymnasialstudien begann er an der Erziehungsanstalt Schnepfenthal bei Gotha, setzte sie in Berlin am Friedrich-Werderschen Gymnasium fort und beendete sie im Jahre 1894 am kgl. Maximiliansgymnasium in München. Er widmete sich zuerst dem Studium der Medizin, dem er bis zum Jahre 1897 an den Universitäten München und Erlangen oblag. 1898 war er an der Universität Berlin mit philosophischen Studien beschäftigt. Von 1899 an studierte er in München Zoologie. Er besuchte hier die Vorlesungen der Dozenten Geheimrat Prof. Dr. v. Kupffer, Prof. Dr. R. Hertwig, Geheimrat Prof. Dr. v. Zittel, Prof. Dr. J. Ranke, Prof. Dr. Rothpletz, Prof. Dr. Selenka und Prof. Dr. Maas und arbeitete in den Laboratorien von Prof. Dr. R. Hertwig, Geheimrat Prof. Dr. v. Zittel und Prof. Dr. J. Ranke, Am zoologischen Institute des Herrn Prof. Dr. R. Hertwig beendete er im Wintersemester 1901/02 seine Promotionsarbeit »Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren«.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.